ZUR ARTENDIFFERENZIERUNG HUMAN- UND HAUSTIER PATHOGENER SCHISTOSOMA - ARTEN: EINE LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE ANALYSE

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der
Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Universität Düsseldorf

vorgelegt von
Hans-Lothar Tacke
aus Duisburg

Düsseldorf 1982

1983

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543926_0022

ZUR ARTENDIFFERENZIERUNG HUMAN- UND HAUSTIER-PATHOGENER SCHISTOSOMA-ARTEN: EINE LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE ANALYSE

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Hans-Lothar Tacke
aus Duisburg

Düsseldorf 1982

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Professor Dr. H. Mehlhorn

2. Berichterstatter: Professor Dr. W. Peters

Tag der mündlichen Prüfung: 11.2.1983

Inhaltsverzeichnis

		Seite
1.	**Einleitung**	1
2.	**Material und Methoden**	3
2.1.	Parasiten	3
2.1.1.	Adulte Schistosomen	3
2.1.2.	Schistosomula	4
2.2.	Licht- und elektronenmikroskopische Methoden	4
2.2.1.	Lichtmikroskopische Untersuchung adulter Schistosomen (Totalpräparate)	4
2.2.2.	Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung adulter Schistosomen (Schnittpräparate)	4
2.2.3.	Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung adulter Schistosomen	5
2.2.4.	Färbung der Schistosomen-Eier nach der Ziehl-Neelsen-Methode	6
2.3.	Cercarienpenetration	6
2.3.1.	Infektion der Labormäuse	6
2.3.2.	Thiery-Reaktion zum Nachweis von Glycoproteinen	7
3.	**Ergebnisse**	8
3.1	"Klassische" Unterscheidungsmerkmale der untersuchten Schistosoma-Arten	8
3.1.1.	Größe der Würmer	8
3.1.2.	Zahl und Struktur der Hoden	9
3.1.3	Größe der Saugnäpfe	10
3.1.4.	Lage und Struktur des Verdauungssystems	11
3.1.5.	Größe und Struktur des Uterus	12
3.2.	Struktur des Teguments	14
3.3.	Lage und Struktur des Vitellariums	16
3.4.	Lage und Struktur des Ovariums, Oviducts und Ootyps	18

		Seite
3.5.	Größe und Struktur der intra-uterinen Eier	22
3.6.	Lage und Struktur eingedrungener S. mansoni-Cercarien (Schistosomula)	24
3.7.	Nachweis von Glycoproteinen im Tegument eingedrungener S. mansoni-Cercarien (Schistosomula)	27
4.	**Diskussion**	28
4.1.	Morphologische Kriterien zur Unterscheidung von Schistosoma-Arten	28
4.1.1.	"Klassische" Unterscheidungsmerkmale	28
4.1.2.	Tegument	35
4.1.3.	Vitellarium	38
4.1.4.	Ovarium, Oviduct und Ootyp	40
4.1.5.	Eier	44
4.2.	Cercarien-Penetration	47
4.3	Strukturveränderung des Teguments eingedrungener Cercarien (Schistosomula)	50
4.4.	Versuch einer Einordnung senegalesischer Schistosoma-Formen ins bestehende System	52
5.	**Zusammenfassung**	55
6.	**Literaturverzeichnis**	58
7.	**Bildteil**	79
7.1.	Verzeichnis der Abkürzungen	79
7.2.	Abbildungen	81

1. Einleitung

Die Schistosomiasis ist eine der bedeutendsten Krankheiten der Tropen und Subtropen. In den endemischen Gebieten, in Afrika, in Ostasien, im östlichen Mittelmeer-Gebiet und Teilen Amerikas sind mehr als 200 Millionen infizierte Menschen registriert (Rowland und Webbe, 1971). Hinzu kommt in diesen Gebieten ein nicht übersehbarer Befall der Haustiere. Die Erkrankung des Darmes bzw. der Blase sind auf die von den Eiern hervorgerufenen Entzündungen zurückzuführen, wobei Eier, die mit dem Blutstrom in die Leber gelangen, dort häufig fibröse Veränderungen hervorrufen. Massive Infektionen enden nicht selten tödlich. Die Schistosomiasis, nach ihrem Entdekker Bilharz (1852) auch Bilharziose genannt, wird hervorgerufen durch adulte Schistosomen (Pärchenegel). Diese sind keine Zwitter wie andere Trematoden, sondern getrenntgeschlechtlich, wobei das Männchen das drehrunde Weibchen mit den Rändern eines blattförmigen Körpers umschließt. So gepaart leben die Würmer bis zu 25 Jahre im Blutgefäßsystem ihres Endwirtes. Die von den Weibchen abgelegten Eier gelangen passiv über den Kot bzw. Urin ins Freie, wo die geschlüpften Larven (Miracidien) einen Zwischenwirt (Süßwasserschnecke) befallen und eine Vermehrungsphase (Mutter-Tochter-Sporocysten) durchlaufen. Als Cercarien verlassen sie den Zwischenwirt und dringen aktiv in einen Endwirt (Wirbeltier) ein, wo sie sich über das Schistosomula-Stadium zu adulten Schistosomen entwickeln.

Die Systematisierung der Schistosomen wurde bisher vornehmlich aus humanmedizinischer Sicht betrieben und ist durch eine sicherlich unangemessene Fülle von Artbeschreibungen gekennzeichnet. So besteht die Möglichkeit, daß bisher für rein tierpathogen gehaltene Arten durchaus als Infektionsquelle für den Menschen in Frage kommen, wo sie dann als separate Spezies geführt würden. Durch den Vergleich der licht- und elektronenmikroskopisch erfaßbaren Strukturen der 6 Schistosoma-Arten wird überprüft, inwieweit die Angaben aus Beschreibungen einzelner Spezies zur Charakterisierung und Unterscheidung der Arten geeignet sind.

Außerdem wird am Beispiel von Schistosoma mansoni überprüft, inwieweit Unterscheidungskriterien Manifestationen larvaler Strukturen der Schistosomula darstellen oder als Neubildung geschlechtsreifer Parasiten anzusehen sind.

Von den sogenannten "definierten" Arten werden wegen ihrer weiten Verbreitung in vorliegender Arbeit untersucht: Adulte Würmer von

1. Schistosoma haematobium, Afrika, eine humanpathogene Form in Venen des Urogenitalsystems,
2. Schistosoma mansoni, Afrika, Südamerika
3. Schistosoma japonicum, Ostasien
4. Schistosoma intercalatum, Afrika

Die drei letztgenannten Arten leben in den Venen der Darmmesenterien des Menschen.

5. Schistosoma bovis, Afrika
6. Schistosoma mattheei, Afrika.

Diese beiden Arten sind haustierpathogene Formen, die in den Venen der Darmmesenterien leben.

Weiterhin soll vorliegende Arbeit einen Beitrag zur Klärung des unsicheren taxonomischen Status westafrikanischer Schistosomen leisten, und zwar durch den Versuch, 5 nicht bestimmte Schistosoma-Formen aus Rindern und Schafen im Senegal in das bestehende System einzuordnen.

2. Material und Methoden

2.1 Parasiten

2.1.1 Adulte Schistosomen

Untersucht wurden die Adulten von nicht bestimmten Schistosomen aus dem Senegal, die aus den Venen der Darmmesenterien von Rindern (2 Formen) und Schafen (3 Formen) isoliert worden waren[1], sowie die Pärchen von 6 sogenannten definierten Arten des Menschen und der Haustiere:

1. Schistosoma bovis Sonsino 1876 (Sudan)[2]
2. Schistosoma mattheei Veglia & Le Roux 1929 (Südafrika)[2]
3. Schistosoma haematobium Bilharz 1852 (Liberia)[3]
4. Schistosoma intercalatum Fisher 1934 (Zaire)[3]
5. Schistosoma japonicum Katsurada 1904 (Japan)[4]
6. Schistosoma mansoni Sambon 1907 (Laborstamm)[5]

Von jeder Art wurden mindestens 18 Pärchen untersucht, mit Ausnahme einer Form aus Schafen, von der nur Männchen zur Verfügung standen.

Das Material stellten zur Verfügung:

[1]Dr. J. Vercryusse, Service en Parasitologie E.I.S.M.V., Dakar, Sènègal;

[2]Prof. Dr. G. Webbe, London School of Hygiene and tropical Medicine, London;

[3]Prof. Dr. W. Büttner, Bernhard-Nocht-Institut, Hamburg;

[4]Prof. Dr. S. Kojima, Department of Parasitology, Shinshu University, Nagano;

[5]Dr. H. Thomas, Institut für Chemotherapie, Bayer AG, Wuppertal

2.1.2 Schistosomula

Untersucht wurde weiterhin die Entwicklung von Schistosoma mansoni-Schistosomula in der Bauchhaut von Labormäusen (Mus musculus). Die Cercarien entstammten künstlich infizierten Schnecken der Art Biomphalaria glabrata[5].

2.2 Licht- und elektronenmikroskopische Methoden

2.2.1 Lichtmikroskopische Untersuchungen adulter Schistosomen (Totalpräparate)

Männchen und Weibchen der mit 5 % Glutaraldehyd in 0,1 M Natriumcacodylatpuffer (pH 7,3) fixierten Schistosomen wurden 4mal je 30 Minuten in Cacodylatpuffer und anschließend 30 Minuten lang in Aqu. dest. gewaschen. Für die Färbelösung wurden 5 g Kalialaun in 100 ml Aqu. dest. gelöst und nach Zusatz von 2 g Karmin 1 Stunde gekocht. Nach dem Erkalten wurde filtriert und 1 ml Formol zugesetzt. Die Würmer verblieben über Nacht in der Alaun-Karmin-Färbelösung. Nach dem Auswaschen mit Aqu. dest. wurden die Schistosomen für 20 Minuten in 50 % Äthanol überführt und danach mit 1 % HCl-Alkohol differenziert. Die weitere Entwässerung erfolgte über die Alkoholreihe, und nach der Xylolstufe wurden die Würmer in Eukitt eingebettet. Die Präparate wurden mit einem Zeiss-Universal-Photomikroskop untersucht.

2.2.2 Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung adulter Schistosomen (Schnittpräparate)

Die fixierten, in 3 - 4 Stücke geschnittenen Würmer wurden dreimal mit 0,1 M Cacodylatpuffer gewaschen und mit 1 % OsO_4 in 0,1 M Cacodylatpuffer bei 4 °C nachfixiert. Nach weiterem Waschen mit Puffer erfolgte die Entwässerung über Äthanol,

wobei in der 70-%-Stufe eine Blockkontrastierung mit 1 % Phosphorwolframsäure und 1 % Uranylacetat für 2 Stunden durchgeführt wurde. Nach der Entwässerung wurden die Würmer von reinem Propylenoxid über verschiedene Mischungsstufen (1 : 3, 1 : 1, 3 . 1) in Araldit überführt. In der Propylenoxid-Araldit-Mischung im Verhältnis 1 : 1 verblieben die Würmer über Nacht, was ein gutes Eindringen des Kunststoffes zur Folge hatte. Die Polymerisierung des Kunststoffes erfolgte über Nacht bei 45 °C und während weiterer drei Tage bei 60 °C. Für die Anfertigung von Semi- und Ultradünnschnitten wurde ein Reichert OMU 3 Ultramikrotom verwendet. Zur Beobachtung im Lichtmikroskop (Zeiss-Universal-Photomikroskop) wurden die ca. 1 µm dicken Semidünnschnitte mit Azur II und Methylenblau (Mischungsverhältnis 1 : 1) gefärbt.

Ultradünnschnitte wurden 30 Minuten mit gesättigtem methanolischen Uranylacetat und anschließend mit Bleicitrat (Reynolds, 1963) kontrastiert. Die Untersuchung der Schnitte erfolgte an einem Zeiss-Elektronenmikroskop 9 S2.

2.2.3 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung adulter Schistosomen-Männchen

Die fixierten, männlichen Schistosomen wurden mit 1 % OsO_4 in 0,1 M Cacodylatpuffer nachfixiert (1 - 2 Stunden) und anschließend 2mal mit Waschpuffer und 2mal mit Aqu. dest. gewaschen. Nach einer Aceton-Stufe (20 Minuten) wurden die Schistosomen über die Alkoholreihe entwässert und nach der "critical-point"-Methode getrocknet. Anschließend wurden die Objekte mit Leit-C (Firma Neubauer) auf Messingrändelschrauben geklebt und mit einem Sputter-Gerät (Balzers-Lichtenstein) besputtert. Die Untersuchung der Schistosomen erfolgte mit einem Leitz-Rasterelektronenmikroskop AMR 1000.

2.2.4. Färbung der Schistosomen-Eier nach der Ziehl-Neelsen-Methode

Fixierten Schistosoma-Weibchen wurden Eier aus dem Uterus präpariert und auf einem Chromalaungelatine-Objektträger aufgefangen. Die Färbelösung enthielt:

Basisches Fuchsin	10 g
Phenol	50 g
Abs. Äthanol	100 ml
Aqu. dest.	1000 ml (Pearse, 1972)

Die Färbung der Eier erfolgte auf dem Objektträger bei 60 °C für drei Stunden. Nach der Färbung wurden die Eier unter fließendem Wasser gewaschen. Anschließend erfolgte die Differenzierung in 1 % HCl-Alkohol, die Entwässerung über die Alkoholreihe, eine Xylolstufe und die Einbettung in Eukitt.

2.3. Cercarienpenetration

2.3.1. Infektion der Labormäuse

17 Labormäuse (Mus musculus) wurden durch Auftragen von Pilca-Creme (Olivin, Hamburg) enthaart. 24 Stunden später erfolgte die Infektion mit Schistosoma mansoni-Cercarien, indem den betäubten Mäusen Wassertropfen mit ca. 350 Cercarien für 15 Minuten auf markierte Stellen der enthaarten Hautpartien gegeben wurden. Von den so infizierten Mäusen wurden je 2 nach folgenden Zeiten getötet:

1, 17, 24, 48, 72, 96 Stunden.

Die markierten Infektionsstellen wurden aus der Haut geschnitten und in Glutaraldehyd fixiert.

2.3.2. Thiery-Reaktion zum Nachweis von Glycoprotein

Die fixierten, zerkleinerten Gewebestücke wurden zur Anfertigung von Semi- und Ultradünnschnitten weiterverarbeitet, wobei ein Teil der Blöcke ohne Kontrastierung und Blockkontrastierung in Araldit eingebettet wurde, um die Thiery-Reaktion durchzuführen (Thiery, 1967). Dazu wurden Ultradünnschnitte auf Goldnetzchen für 20 Minuten in 1 % Perjodsäure gebracht und anschließend gründlich in Aqu. dest. gewaschen. Danach verblieben sie in 0,2 % Thiocarbohydrazid in 20 % Essigsäure für 24 Stunden im Dunkeln. Nach 2 Essigsäure-Stufen (10 %, 1 %) wurden die Schnitte mit Aqu. dest. gespült, bevor die Präzipitation mittels 1 % Silberproteinat in Aqu. dest. erfolgte. Nach 45 Minuten im Dunkeln schloß sich ein Waschvorgang mit Aqu. dest. an. Kontrollen blieben ohne Thiocarbohydrazid-Behandlung. Die Untersuchung der Schnitte erfolgte an einem Zeiss-Elektronenmikroskop 9 S2.

3. Ergebnisse

3.1. Morphologische Merkmale der untersuchten Schistosoma-Arten

3.1.1. Größe der Würmer

Die Pärchenegel sind getrenntgeschlechtlich, wobei sich die Geschlechter bezüglich ihrer Größe und Form voneinander unterscheiden. Die weiblichen Schistosomen sind drehrund und länger als die männlichen; letztere besitzen einen flachen, blattförmigen Körper, dessen Ränder zur Paarung die Weibchen umschließen und den sogenannten "Canalis gynaecophorus" bilden (Abb. 1). Die Länge der einzelnen Würmer variiert innerhalb der Arten derartig, so daß sich keine artkonstanten Werte ergeben. Beim Vergleich der Körperbreite der Männchen einzelner Spezies dagegen zeigt sich eine auffallende Konstanz. Unter den sogenannten definierten Arten besitzen die Männchen von S. mattheei und S. haematobium mit 0,5 mm die größte Körperbreite; es folgen die Männchen von S. bovis, S. intercalatum und S. japonicum mit 0,4 mm, während männliche S. mansoni-Würmer etwa nur 0,3 mm "dick" sind. Von den Rinderschistosomen des Senegal weist eine Form 0,6 mm breite Männchen auf; die zweite Form dagegen erreicht nur 0,4 mm. Unter den drei Schafschistosomen-Formen finden sich 0,7 mm breite Männchen sowie zwei weitere Formen, deren Männchen durchschnittlich 0,65 mm bzw. 0,55 mm breit sind.

Der Körper der weiblichen Schistosomen ist bei den untersuchten Arten zwischen 0,11 und 0,22 mm dick. Bei einigen Arten bzw. Formen vermittelt die Angabe nur eines Wertes für die Körperbreite einen falschen Eindruck. Die Weibchen folgender Arten bzw. Formen sind nämlich vorn und hinten unterschiedlich dick. Weibchen von S. mansoni und einer Rinderschistosomen-Form sind hinten zweimal so dick wie vorn; die von S. intercalatum und von S. japonicum sind hinten 2,5mal so dick

und die der zweiten Rinderschistosomen-Form sowie aller Schafschistosomen des Senegal sogar dreimal so dick wie vorn. Weibliche S. bovis, S. mattheei und S. haematobium dagegen weisen vorn und hinten den gleichen Durchmesser auf.

3.1.2. Zahl und Struktur der Hoden

Die Anzahl der Hoden ist bei den einzelnen untersuchten Arten und Formen nicht konstant. Vorwiegend 4 Hoden sind bei S. mattheei und den drei Schafschistosomen-Formen aus dem Senegal zu finden, während bei Männchen von S. haematobium regelmäßig sowohl 4 als auch 5 Hoden auftreten. Gleiches gilt für S. intercalatum, wobei Männchen mit 5 Hoden seltener sind (2 Fälle). S. bovis-Männchen besitzen meist 4 Hoden, vereinzelt auch 3 oder 6. Ähnlich ist es bei S. japonicum mit 7 Hoden, teilweise kommen auch 5 oder 8 vor. Die untersuchten männlichen S. mansoni haben meist 5 Hoden, einzelne aber auch 6 bis 8; von den beiden Rinderschistosomen-Formen aus dem Senegal besitzt eine Form 3 bzw. 5 Hoden, die andere selten 3, meistens jedoch 4 bzw. 5 Stück.

Die Hoden aller untersuchten Schistosomen sind kugelig und liegen in einer Reihe angeordnet im vorderen Körperabschnitt hinter dem Bauchsaugnapf (Acetabulum). Sie haben einen Durchmesser von 60 µm und sind von einer Basallaminae und einer dünnen Muskelschicht umgeben (Abb. 2). In ihnen vollzieht sich die Spermatogenese und Spermiohistogenese; ausgehend von Spermatogonien mit relativ elektronendichtem Cyto- und Caryoplasma und einem Durchmesser von 7 µm (Abb. 2). Zahlreiche Mitochondrien sind während der Entwicklung im Cytoplasma der Keimzellen zu beobachten und werden nach der Spermatidenbildung undeutlich (Abb. 2). Vor der Umbildung zu Spermien kondensiert der Zellkern der Spermatiden, die sich von ihren zwischenzelligen Protoplasmabrücken lösen. Die Spermien besitzen ein vorne abgerundetes Kopfteil (5 µm lang) und einen

relativ kurzen Schwanz (4 µm lang) (Abb. 3). Im Kopfteil liegt der langgezogene Kern mit einigen elektronendichten Bereichen sowie dem Kern vorgelagerte mitochondrienähnliche Strukturen; ein Acrosom dagegen fehlt. Durch die Spermien zieht ein einzelnes Axonem mit einer 9 x 2 +0-Microtubulistruktur (Abb. 3). Die Spermien sind von einer einschichtigen Lage Microtubuli umgeben, welche sich direkt unter dem Plasmalemma befinden (Abb. 3). Die reifen Spermien sämtlicher Hoden gelangen in einen gemeinsamen Gang, der in ein Vesiculim seminale mündet, das die gleiche Struktur besitzt wie das Tegument der Körperoberfläche (Abb. 4). Hier liegt die syncytiale Schicht innen; sie hat eine Dicke von 2 µm und auffallend viele Vesikel, die mit maximal 4 µm einen größeren Durchmesser haben als das Syncytium (Abb. 4). Außerhalb dieses Syncytiums liegen Zellen mit Kern und Nucleolus, die über cytoplasmatische Brücken mit diesem verbunden sind, sowie längs und quer angeordnete Muskelzellen (Abb. 4). Die Geschlechtsöffnung, aus der die Spermien abgegeben werden, befindet sich unmittelbar hinter dem Acetabulum am Anfang des Canalis gynaecophorus.

3.1.3. Größe der Saugnäpfe

Wie alle Trematoden sind auch Schistosomen mit Saugnäpfen ausgestattet, mit denen sie sich an den Aderwänden im Blutgefäßsystem ihrer Wirte festhaften. Männliche und weibliche Schistosomen besitzen einen am Vorderende gelegenen Mundsaugnapf, in dessen Zentrum die Mundöffnung liegt, sowie einen mehr caudal gelegenen Bauchsaugnapf (Abb. 5, 6). Beide sind mit Haken versehen, die im Tegument verankert sind. Die Saugnäpfe der Weibchen sind entsprechend ihrer Körperbreite sehr klein (40 µm Durchmesser) (Abb. 1). Der Saugnapfdurchmesser männlicher Schistosomen beträgt zwischen 110 µm und 420 µm, wobei Mund- und Bauchsaugnapf häufig unterschiedlich groß sind. Bei folgenden untersuchten Arten ist der Bauchsaugnapf

der Männchen doppelt so groß wie der Mundsaugnapf: S. bovis, S. mattheei, S. haematobium, S. intercalatum und einer Schistosomen-Form im Senegal. Gleich große Saugnäpfe sind bei Männchen der übrigen Arten zu beobachten: S. japonicum, S. mansoni, einer Rinderschistosomen-Form sowie bei allen drei Formen aus Schafen im Senegal. Das Acetabulum ist durch einen kurzen Stiel mit dem Körper verbunden; bei Männchen von S. bovis, S. mattheei und einer Form aus Rindern im Senegal scheint es mit breiter Basis dem Körper flach anzuliegen (Abb. 5, 6).

3.1.4. Lage und Struktur des Verdauungssystems

Schistosomen besitzen einen blind geschlossenen Darm, der sich hinter dem kurzen Oesophagus in Höhe des Bauchsaugnapfes gabelt. Die beiden Darmschenkel durchziehen den Körper und vereinigen sich bei männlichen Schistosomen im letzten Körperdrittel, bei weiblichen hinter dem Ovarium, wobei der unpaare Endabschnitt des Darms bis kurz vor das Schwanzende der Würmer reicht und von Autoren als "Blinddarm" bzw. Caecum bezeichnet wird. Vergleichende Messungen an weiblichen Schistosomen zeigen, daß sich die paarigen Darmschenkel kurz nach der Körpermitte vereinigen. Setzt man die Länge vom Vorderende bis zur Vereinigung der Darmschenkel ins Verhältnis zur Gesamtlänge der Weibchen, so ergibt sich ein Faktor von 0,6. Eine Ausnahme bilden S. mansoni-Weibchen mit einem Faktor von 0,3. Dies bedeutet, daß sich die Darmschenkel deutlich vor der Körpermitte vereinigen und der unpaare Endabschnitt des Darms länger ist als bei allen anderen untersuchten Arten.

Das Epithel des Darms ist ein vielkerniges Syncytium mit einer Höhe von 7 µm. Neben den großen Kernen mit einem Durchmesser von 5 µm sind zahlreiche Lakunen des rauhen endoplasmatischen Reticulums auffallendster Bestandteil des Darmepi-

thels (Abb. 7). Weiterhin finden sich große ovoide Mitochondrien (0,5 µm lang) mit relativ wenigen Christae sowie 2 Arten membranumhüllter Vesikel:

1. kugelige, elektronendichte Körper mit einem Durchmesser von 0,1 µm (Abb. 8),
2. kugelige, elektronendichte Vesikel mit einer Größe von 0,7 µm (Abb. 8).

Zum Darmlumen hin ist das Syncytium aufgefaltet und mit einer Vielzahl microvilliähnlicher Ausläufer versehen, die 0,05 µm breit und bis zu 0,2 µm lang sind. Diese Strukturen erscheinen verzweigt und schlaufenförmig angeordnet (Abb. 7). Zwischen diesen Schlaufen liegen im Darmlumen elektronendichte, membranumhüllte Vesikel (0,7 µm Durchmesser) sowie elektronenoptische dunkel erscheinende Partikel mit einer durchschnittlichen Größe von 1 µm, die von unregelmäßiger Form und nicht membrangebunden sind (Abb. 8). Das Darmlumen ist ansonsten von fein granulärem Material erfüllt (Abb. 7). Zum umgebenden Gewebe hin erscheint das Darmepithel durch seine Basalmembran eingefaltet; in diesen Falten liegen längs verlaufende Muskelzellen, denen noch eine Schicht quer angeordneter Muskelzellen aufgelagert ist (Abb. 7).

3.1.5. Größe und Struktur des Uterus

Der Uterus durchzieht als röhrenförmig gestrecktes Organ den vorderen Teil der Schistosomen-Weibchen. Er hat seinen Ursprung im Ootyp und mündet in der Geschlechtsöffnung an der ventralen Körperseite hinter dem Bauchsaugnapf. Die Breite des Uteruslumens wird durch die in ihm befindlichen Eier bestimmt. So ist z. B. bei einem jungen Weibchen, welches noch keine Eier produziert hat, nur ein minimales Uteruslumen vorhanden. Setzt man die Breite eines mit Eiern gefüllten Uterus ins Verhältnis zur gesamten Körperbreite, so erhält man

für die einzelnen Schistosoma-Arten unterschiedliche Werte (Abb. 9, 10). Für S. bovis, S. mansoni und die beiden Rinderschistosomen-Formen ergibt sich ein Verhältnis von 3 : 1, das bedeutet, daß der Körper der Weibchen dieser Arten bzw. Formen dreimal so breit ist, wie der mit Eiern angefüllte Uterus. Bei den Schafschistosomen aus dem Senegal ist der Körper viermal (4 : 1), bei S. japonicum fünfmal breiter (5 : 1) als der Uterus. Nicht so einheitlich liegen die Werte für S. haematobium (3 - 5 : 1), S. mattheei (4 - 5 : 1) und S. intercalatum (3 - 4 : 1). Berücksichtigt wurden Weibchen, deren Uterus wenigstens 10 Eier enthielt, mit Ausnahme von S. mansoni, weil hier nie mehr als 5 - 10 Eier pro Weibchen zu beobachten sind. So enthält der Uterus von S. intercalatum-Weibchen durchschnittlich 10 Eier, der von S. haematobium, S. bovis, S. mattheei und der von Rinder- und Schafschistosomen 20 - 30 Eier, während bei S. japonicum mehr als 50 Eier pro Weibchen auftreten.

Das Uterusepithel ist syncytial und zum Lumen hin stark aufgefaltet (Abb. 10). Es hat eine Höhe von 2 µm, erscheint aber bei der Passage von Eiern abgeflacht (Abb. 12). Das Syncytium enthält wenige Mitochondrien, einige elektronenoptisch leere Vesikel (0,5 µm Durchmesser) und eine Vielzahl von 0,1 µm großen, kugelig erscheinden Körpern (Abb. 12). Bei einem einzelnen S. haematobium-Weibchen wurden auch Dornen im Uterusepithel beobachtet (Abb. 11). Charakteristisch sind Einfaltungen der epithelialen Basalmembran, die sich tief ins Syncytium vorschiebt (Abb. 12). Zwischen Zellen, die eine cytoplasmatische Verbindung zum Syncytium besitzen, sind längs und quer verlaufende Muskelzellen zu beobachten (Abb. 12).

3.2. Struktur des Teguments

Das Tegument der Schistosomen weist bei allen untersuchten Arten eine prinzipiell gleiche Struktur auf. Es besteht aus einem kernlosen Syncytium von 3 - 5 µm Dicke und enthält außer wenigen Mitochondrien kaum Organellen (Abb. 13). Auffallend sind in dieser äußeren Schicht zwei Typen von membranumhüllten Einschlüssen:

1. kleine, stabförmige, elektronendichte Körper mit einer Länge von 0,1 µm (Abb. 13),
2. größere Vesikel mit einem Durchmesser von 0,4 - 2 µm, die lamellenartig angeordnete Membranen enthalten (Abb. 15).

Charakteristisch für das Syncytium des Schistosomen-Tegu-ments ist, daß zuletzt genannte Vesikel mit Einfaltungen der äußeren Abschlußmembran Kontakt aufnehmen (Abb. 13). Die unter dem Syncytium liegende Basalmembran ist häufig aufgefaltet und in das Tegument vorgeschoben (Abb. 13). Am Aufbau des Teguments sind weiterhin Zellen beteiligt, die einen Kern mit Nukleolus enthalten und über cytoplasmatische Brükken in Verbindung zum Syncytium stehen (Abb. 13). Zwischen diesen Zellen und dem Syncytium liegen zwei Schichten von Muskelzellen, die längs und quer angeordnete sind (Abb. 16).

Das Schistosomen-Tegument erhält durch einige auch äußerlich sichtbare Ausbildungen eine für die einzelnen untersuchten Arten charakteristische Gestalt. S. japonicum-Männchen besitzen auf der dorsalen Körperseite ein gewellt erscheinendes Tegument, das mit einer Dicke von 6 µm doppelt so stark ist wie das der anderen untersuchten Arten und außen 3 µm tiefe Einfaltungen aufweist (Abb. 13). Während alle Schistosoma-Weibchen ein relativ glattes Tegument besitzen (Abb. 17, 18), sind die Männchen von S. bovis, S. mattheei, S. haematobium, S. intercalatum, S. mansoni und aller fünf Formen aus Rindern und Schafen im Senegal durch die Ausbildung von War-

zen auf der dorsalen Körperseite gekennzeichnet (Abb. 20 bis 31). Die Warzen der Männchen von S. bovis und S. mattheei sind relativ flach mit einer durchschnittlichen Höhe von 6 µm und einer Breite von 13 µm, während sie bei S. haematobium-, S. intercalatum- und S. mansoni-Männchen im Durchschnitt 8 µm hoch und breit sind. An diesen Warzen ist das Syncytium aufgewölbt, und es befinden sich innen die Zellen des oben beschriebenen Typs mit cytoplasmatischen Verbindungen zum Tegument. Muskelzellen sind am Aufbau der Warzen kaum oder gar nicht beteiligt (Abb. 36, 37). Männchen von S. mansoni, S. haematobium, S. intercalatum und einer Form vom Rind sowie zweier Formen vom Schaf im Senegal bilden auf den Warzen und teilweise auch dazwischen Dornen aus (Abb. 14), die im Durchschnitt 3 µm lang und an der Basis 1 µm breit sind und eine Streifentextur besitzen (Abb. 14). Diese Dornen sind in das Syncytium eingebettet und bleiben, auch wenn sie aus den Warzen herausragen, von der äußeren Abschlußmembran umhüllt (Abb. 14). Innen liegen sie der unter dem Syncytium befindlichen Basalmembran eng an (Abb. 14). Häufig ziehen dorsoventral verlaufende Muskelzellen zur Dornenbasis hin.

Die Anzahl und Anordnung der Dornen auf den Warzen ist bei den einzelnen Schistosoma-Arten unterschiedlich. Während bei S. haematobium-Männchen die größte Zahl von Dornen beobachtet wurde (bis zu 200 pro Warze) (Abb. 24), sind bei S. mansoni-Männchen nur ca. 50 Dornen pro Warze anzutreffen (Abb. 31). In beiden Fällen sind die Dornen gleichmäßig über die Warzen verstreut. Bei S. haematobium sind auch zwischen den Warzen Dornen zu beobachten (Abb. 24). Bei der dritten Schistosoma-Art, deren Männchen Warzen mit Dornen ausbilden, S. intercalatum, bleibt der apikale Pol der Warzen dornenfrei (Abb. 20, 21). Von den drei Formen der Haustierschistosomen aus dem Senegal, die mit Warzen und Dornen versehen sind, ähnelt eine Form aus dem Schaf in Anzahl und Anordnung der Dornen S. haematobium, während die beiden anderen Formen

(eine aus Rindern und eine aus Schafen) sehr große Ähnlichkeit mit S. intercalatum-Männchen haben (Abb. 22, 23). Die beiden Tegumentstrukturen (Warzen und Dornen) sind auf der gesamten dorsalen Körperoberfläche der Schistosomen-Männchen anzutreffen; am Vorderende dagegen - vom Mund- bis zum Bauchsaugnapf - fehlen sie. Die ventrale Körperseite der blattförmigen männlichen Schistosomen bildet den sogenannten "Canalis gynaecophorus", in dem sich die Weibchen nach der Paarung aufhalten. Im Tegument, welches den Canalis auskleidet, sind immer eine Vielzahl von Dornen zu beobachten, auch bei den Arten, deren dorsales Tegument keine Dornen ausbildet (S. japonicum, S. bovis, S. mattheei und zwei Formen aus dem Senegal) (Abb. 16). Während das Tegument aller untersuchten Arten auf der dorsalen und ventralen Körperseite gleiche Dikke hat, ist das Tegument bei S. japonicum-Männchen an der ventralen Körperseite nur halb so stark (ca. 3 µm) wie das Tegument der dorsalen Seite. Bei allen untersuchten weiblichen Schistosomen bildet das Tegument, das die gleiche Dicke hat wie das männlicher Schistosomen, nie Warzen aus und Dornen nur in sehr geringer Anzahl am Vorder- und Hinterende der Würmer (Abb. 19).

3.3. Struktur des Vitellariums

Das Vitellarium (Dotterstock) der Schistosomen-Weibchen liegt als unpaares Organ im hinteren Körperabschnitt; es verläuft von der Schwanzspitze bis in Höhe des Ovariums und besteht aus einer Vielzahl von Divertikeln, in denen die Vitellogenese abläuft. Die Divertikel sind senkrecht zur Körperachse angeordnet und münden lateral in den Vitelloduct, der kurz vor der Schwanzspitze beginnt, ventral des Darms verläuft und sich nach dem Ovarium mit dem Ovidukt vereinigt. Bei allen untersuchten Schistosoma-Arten zeigen sich bezüglich der Ausmaße und Struktur des Vitellariums keine signifikanten Unterschiede. Das Vitellarium erreicht in allen Fäl-

len knapp die halbe Körperlänge. Eine Ausnahme bildet lediglich S. mansoni; hier reicht der Dotterstock über die hintere Körperhälfte hinaus (Abb. 1). Die Divertikel sind von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet und mit Dotterzellen verschiedener Entwicklungsstadien angefüllt. Junge Dotterzellen in der Anfangsphase der Differenzierung haben einen Durchmesser von 5 µm und sind gekennzeichnet durch einen großen, chromatinreichen Kern (4 µm) mit einem großen Nucleolus (2 µm) (Abb. 42). Im relativ elektronenlichten Cytoplasma bilden sich in anfänglich kleinen Vakuolen (0,3 - 0,5 µm) elektronendichte, homogen erscheinende Inhaltsstoffe, sie sogenannten "Schalentropfen". Weiterhin finden sich Mitochondrien in geringer Anzahl sowie mit Ribosomen besetztes endoplasmatisches Reticulum (Abb. 42). Dieses rauhe ER tritt in heranreifenden Dotterzellen vermehrt auf und bildet Zisternen, in denen kugelförmige Körper (0,4 µm) entstehen. Diese Körper haben eine laminare Struktur aus konzentrisch angeordneten Membranen, auf denen deutlich Ribosomen zu beobachten sind (Abb. 44). Die Körper finden sich auch in reifen Dotterzellen; allerdings tritt hier die laminare Struktur nur undeutlich hervor, häufig ist innen nur noch granuläres Material vorhanden. Während des Reifungsprozesses der Dotterzellen vergrößern sich die Schalentropfen-Vakuolen, wobei sich ihr Inhalt in eine Vielzahl kleinerer Tröpfchen zerteilt und das für reife Dotterzellen charakteristische Bild zeigt (Abb. 43, 44). Neben diesen Schalentropfen treten im Cytoplasma reifender Dotterzellen elektronenoptisch leere Vakuolen auf, die sich ebenfalls vergrößern (bis zu 2 µm Durchmesser) (Abb. 44). Diese Vakuolen verschmelzen teilweise miteinander, indem sich die Membranen an den Kontaktstellen aufzulösen scheinen (Abb. 44). Die reifen Dotterzellen mit einem Durchmesser von 10 µm besitzen einen chromatinarmen Kern (4 µm) (Abb. 44) und werden in den Vitelloduct abgegeben. In dessen Epithelzellen (0,6 µm Dicke) sind Kerne mit einem Durchmesser von 2 µm anzutreffen; an diesen Stellen hat das Syncytium eine entsprechend größere Höhe (Abb. 46). Zum Lu-

men hin bildet die Plasmamembran lange, microvilliähnliche Strukturen aus, die durch passierende Dotterzellen zusammengedrückt werden und wie Membranstapel zwischen Dotterzelle und Vitelloductwand liegen (Abb. 45). Cilien mit einer 9 x 2 + 2-Struktur werden im vorderen Bereich des Vitelloducts beobachtet (Abb. 46). Zum umgebenden Gewebe hin wird der Dottergang durch quer bzw. schräg verlaufende Muskelzellen abgegrenzt, während längs angeordnete Muskelzellen hier offenbar fehlen (Abb. 45).

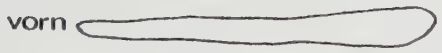
3.4. Struktur des Ovariums, Oviducts und Ootyps

Das Ovarium der Schistosomen-Weibchen ist bei allen Arten ein unpaares Organ. Es liegt zwischen dem Vitellarium und dem Uterus unmittelbar vor der Vereinigung der beiden Darmschenkel. Durch diese Lage bedingt ergeben sich bei den verschiedenen Arten Unterschiede entsprechend der Länge des unpaaren Endabschnittes des Darms. So liegt das Ovarium aller Schistosomen-Arten kurz hinter der Körpermitte mit Ausnahme von S. mansoni; hier befindet sich das Ovarium in der vorderen Körperhälfte. Die Ovarbreite entspricht in allen Fällen der Körperbreite der Weibchen; die Länge variiert bei den drei beobachteten Ovarformen:

1. ovoides Ovarium (Länge: 220 µm) (Abb. 47)

2. spiralig gedrehtes Ovarium (Länge: 350 µm) (Abb. 48)

3. zylindrisch gestrecktes Ovarium (Länge: 560 µm) (Abb. 49)



Ein ovoides Ovarium besitzen S. japonicum sowie einige Weibchen einer Rinderschistosomen-Form. Andere Individuen der letzteren Form sowie die übrigen Formen aus dem Senegal weisen ein spiraliges Ovarium auf wie auch S. bovis, S. haematobium, S. intercalatum und S. mansoni. Ein zylindrisches Ovar tritt bei S. mattheei und einer Schafschistosomen-Form auf. Bei den untersuchten Spezies sind vereinzelt atypische Ovarformen zu beobachten, z. B.

fast ovoid; bei einem Weibchen von S. intercalatum

gestreckt mit nur einer Windung; bei einem Weibchen von S. haematobium.

Die Wand des Ovariums besteht aus einem flachen, einschichtigen Epithel von 0,4 - 1 µm Dicke, wobei Zellgrenzen nur selten zu beobachten sind. Außerhalb der begrenzenden Basalmembran liegt eine dünne Schicht (0,8 - 1 µm) Ringmuskulatur. Das Ovar ist mit Keimzellen verschiedener Entwicklungsstufen angefüllt. Im distalen Abschnitt liegen dichtgedrängt junge Oocyten, während im caudalen Teil nahe der Mündung des Oviduks locker gepackte Eizellen hervortreten, die sich nach Vergrößerung der Interzellularspalten vom Zellverband lösen (Abb. 50). Die jungen Oocyten (7 - 10 µm Durchmesser) enthalten einen großen, chromatinreichen Kern (5 - 9 µm) mit einem deutlich sichtbaren Nucleolus (2 - 3 µm) sowie im Cytoplasma eine Vielzahl von Mitochondrien und Ribosomen. Mit fortschreitender Oocytenreifung verschwinden die Chromatinflekken im Kern, und es bilden sich im Cytoplasma elektronendich-

te, membranumhüllte Körper mit einem Durchmesser von 260 nm aus (Abb. 50). Sie enthalten konzentrisch angeordnete Membranen sowie zentral gelegenes granuläres Material (Abb. 50). Diese charakteristisches Vesikel liegen in reifen Oocyten (10 µm Durchmesser) an der Zellperipherie in der Kontaktzone zu benachbarten Oocyten gehäuft vor (Abb. 50).

Die reifen Keimzellen werden durch den Oviduct abgeleitet. Dieser verläuft ventral am Ovar vorbei caudalwärts und ist in drei Abschnitte zu gliedern. Er besteht aus einem einschichtigen Zellepithel (0,7 - 1 µm Dicke), dessen Kerne ins Lumen vorgewölbt erscheinen (Abb. 52, 54). Es hat zum Lumen hin charakteristische Strukturen ausgebildet: So sind lange (bis zu 5 µm), haarförmige Ausstülpungen der Plasmamembran sowie Cilien mit einer 9 x 2 + 2-Microtubulistruktur vorhanden. Ihre Länge ist nur schwer zu bestimmen, weil ein idealer Längsschnitt selten gelingt (Abb. 52, 53). Der 1. Abschnitt des Oviducts, der direkt hinter dem Ovarium beginnt, weist lediglich schon erwähnte microvilliähnliche Strukturen auf. Diese werden durch Spermien, die mit ihrem rundlichen Kopfteil der Oviductwand anheften, flach gedrückt. Der Schwanzteil der Spermazellen ist vom Ovarium zum Ootyp gerichtet. In diesem Abschnitt hat das Oviductlumen einen Durchmesser von 6 - 8 µm (Abb. 3). Der 2. Abschnitt des Ovidukts enthält ebenfalls microvilliähnliche Strukturen; allerdings sind hier keine Spermazellen anzutreffen. Mit einem Lumendurchmesser von 5 µm ist der Oviduct im 2. Abschnitt enger als im 1. (Abb. 51). Im folgenden 3. Abschnitt treten neben den schon erwähnten Strukturen Cilien auf, die zum Ovarium gerichtet sind. Die Weite des Lumens beträgt ebenfalls 5 µm (Abb. 53). Über seine gesamte Länge ist das Oviductepithel von einer Basalmembran unterlagert, an die sich eine dünne Schicht Ringmuskulatur anschließt (Abb. 53).

Nach der Vereinigung mit dem Vitelloduct mündet der so entstandene Vitello-Oviduct in den Ootyp, wo die Eischale gebil-

det wird. Der Ootyp ist von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, dessen Zellen miteinander über unseptierte Desmosomen verbunden sind (Abb. 55). Die Zellen haben teils zylindrische Form (6 x 4 µm) (Abb. 57), teils erscheinen sie flacher, fast kubisch (4 x 5 µm) (Abb. 56). Die Form scheint nicht durch die Anwesenheit von Eiern im Ootyp bestimmt zu werden (Abb. 58). Der Zellkern (ca. 3 µm Durchmesser) ist chromatinreich, besitzt einen gut sichtbaren Nucleolus (ca. 0,7 µm Durchmesser) und liegt im basalen Teil der Epithelzelle (Abb. 55). Das Cytoplasma enthält Mitochondrien, Ribosomen und vereinzelt elektronendichte, membrangebundene Vesikel mit granulärem Inhalt und einem Durchmesser von 0,4 µm (Abb. 57). Zum Ootyplumen hin bilden die Zellen Microvilli mit einer Länge von 0,4 - 1 µm aus (Abb. 55, 56). Die basale Zellmembran der Epithelzellen erscheint aufgefaltet und schiebt sich tief ins Cytoplasma hinein (Abb. 56, 57, 58). Das den Ootyp auskleidende Epithel ist von einer Lage Ringmuskulatur umgeben, an die sich außerdem noch längs angeordnete Muskelzellen anschließen (Abb. 57, 58). Im zum Ovar gerichteten Teil des Ootyps mündet die Mehlis'sche Drüse, die aus langgestreckten Drüsenzellen besteht, in deren Cytoplasma Sekretvesikel gebildet werden. Es ist lediglich ein Zelltyp zu beobachten, wobei in jeder Zelle zwei verschiedene Sekretvesikel nebeneinander auftreten. Es sind dies durchschnittlich 0,4 µm große, elektronendichte Körper, die von einer Membran umgeben sind und deren Inhalt granulär erscheint (Abb. 53). Daneben finden sich größere (0,6 µm Durchmesser), membranumhüllte Vesikel, die Membranen teils ungeordnet, teils lamellenartig übereinandergestapelt enthalten (Abb. 60, 61). In den Drüsenzellausläufern, die sich zwischen die Zellen des Ootypepithels erstrecken, finden sich nur Sekretvesikel des erstgenannten Typs (Abb. 59). Im Ootyplumen sind, abgesehen von sich entwickelnden Eiern, nur vereinzelt elektronenoptisch leere, membranöse Vesikel von unregelmäßiger Form zu beobachten (Abb. 56).

3.5. Größe und Struktur der intra-uterinen Eier

Die Eier der Schistosomen sind aus einer Eizelle und zahlreichen Dotterzellen zusammengesetzt. In den meisten Fällen sind 25 - 30 Dotterzellen pro Ei zu beobachten; in einem Ei von S. bovis wurden jedoch 48 Dotterzellen gezählt. Die Eier liegen im Uterus teils einzeln (z. B. S. mansoni), teilweise auch perlschnurartig aufgereiht, wobei sich der hintere Teil eines Eies und der vordere Abschnitt des folgenden übereinanderlegen können (z. B. S. bovis, S. haematobium). Die kleinsten Eier produziert S. japonicum mit einer Länge von 50 bis 60 µm und einer Breite von 20 - 50 µm. Sie sind von annähernd kugeliger Gestalt und mit einem kleinen (Länge 6 µm) Seitenstachel versehen (Abb. 63). Etwas größer sind die Eier von S. haematobium (Länge: 70 - 100 µm, Breite: 25 - 40 µm) und von S. mansoni (Länge: 80 - 100 µm, Breite: 20 - 40 µm), wobei S. mansoni-Eier einen deutlich sichtbaren Seitenstachel (33 µm lang) besitzen, während S. haematobium-Eier einen Endstachel (15 µm) tragen (Abb. 62/70). Größenmäßig folgen die Eier von S. mattheei und S. intercalatum - beide Arten produzieren Endstacheleier - mit einer Länge von 80 bis 140 µm bzw. 90 - 140 µm und einer Breite von 20 - 30 µm bzw. 25 - 50 µm (Abb. 64, 68). Die Endstacheleier sind spindelförmig am Vorder- und Hinterende zugespitzt, wobei S. haematobium-Eier auch tropfenförmig mit abgerundetem Vorderteil erscheinen können (Abb. 70). Die größten Eier sind bei S. bovis (Länge: 100 - 150 µm, Breite: 25 - 40 µm) und den Haustierschistosomen aus dem Senegal zu beobachten. Die Eier der beiden Rinderschistosomen-Formen sind 120 - 170 µm lang und 30 - 40 µm breit, während eine Form aus dem Schaf 150 bis 200 µm lange und 25 - 50 µm breite Eier, eine zweite Form 100 - 125 µm lange und 25 - 50 µm breite Eier produziert. Auch hier sind die Eier spindelförmig und mit einem Endstachel versehen (Abb. 65, 66, 67, 69, 71). Bei allen untersuchten Endstacheleiern ist der Stachel 10 - 15 µm lang.

Die Eizelle (10 µm Durchmesser) liegt im Zentrum des Eies und enthält offensichtlich keine der peripheren Vesikel mehr, die für die reifen Oocyten charakteristisch sind (Abb. 72). Die Eizelle ist von Dotterzellen (10 µm Durchmesser) umgeben, deren Zellwände in Auflösung begriffen scheinen (Abb. 72). Auffallend ist das Fehlen von Schalentropfen-Vakuolen in Dotterzellen der intra-uterinen Eier, wogegen die vermutlich Lipide enthaltenden Vakuolen noch sehr zahlreich vorhanden sind (Abb. 72). Die Schale der Eier hat bei allen untersuchten Arten einen Durchmesser von 0,2 - 0,4 µm (Abb. 70 bis 80). Signifikante Artunterschiede bezüglich der Schalendicke sind nicht festzustellen, wobei S. japonicum allerdings mit einer Dicke von 0,5 µm die stärkste Eischale aufweist und sich auch durch Oberflächenstrukturen auf den Eiern von allen übrigen Arten abhebt. Die Schalenoberfläche der Schistosomen-Eier ist nämlich mit kleinen Dornen, sogenannten "Microspines", besetzt, die bei den untersuchten Arten 0,2 - 0,3 µm lang sind und deren Basis eine Breite von 0,03 - 0,06 µm besitzt. Diese Microspines sind in einem Abstand von 0,04 - 0,06 µm zueinander über die gesamte Schalenoberfläche verteilt, wobei die Dornenspitzen abgerundet erscheinen (Abb. 74 - 80). Die Eischale von S. japonicum weist dagegen zwei Typen von Oberflächenstrukturen auf:

1. Microspines mit einer Länge von 0,06 µm, die mit einer 0,03 µm breiten Basis der Schale dicht nebeneinander aufsitzen (Abb. 73), und

2. wesentlich längere (1,1 µm) Strukturen mit einem Durchmesser von 0,05 µm. Sie sind ebenso dicht angeordnet wie die kleineren Microspines (Abb. 73).

Die Färbbarkeit der Eischalen mit Karbol-Fuchsin nach der Ziehl-Neelsen-Methode zeigt bei den untersuchten Arten folgende Ergebnisse: Deutlich rot gefärbte Eischalen (Ziehl-Neelsen positiv) sind bei S. japonicum und S. mansoni zu be-

obachten (Abb. 62, 63), während Schalen von S. bovis, S. mattheei, S. haematobium sowie aller Haustierschistosomen-Arten aus dem Senegal ungefärbt (Fiehl-Neelsen negativ) bleiben (Abb. 65 - 71). Bei S. intercalatum-Eiern ist das Ergebnis nicht einheitlich; die Reaktion ist weder deutlich negativ noch positiv (Abb. 64).

3.6. Lage und Struktur eingedrungener Schistosoma mansoni-Cercarien (Schistosomula)

Bei Erstinfektion von Labormäusen (Mus musculus), deren Bauchhaut enthaart wurde, treten nach einer Expositionszeit von 15 Minuten Penetrationsstadien von S. mansoni-Cercarien auf. In der Anfangsphase dringen die Cercarien in das Stratum corneum ein (3 µm Dicke) (Abb. 81), wobei sie ihren Gabelschwanz verlieren. Diese Entwicklungsstadien werden hier als Schistosomula bezeichnet. Die jungen Schistosomula erscheinen im Querschnitt rundlich, weisen einen Durchmesser von 20 bis 50 µm auf und sind ca. 60 µm lang (Abb. 83, 84). Sie sind 1 Stunde nach Penetration innerhalb des Stratum corneum zu beobachten, das an diesen Stellen aufgequollen erscheint und dessen verhornte Schichten locker übereinanderliegen (Abb. 82). Die Hornhaut ist an der Penetrationsstelle doppelt so dick (6 µm) im Vergleich zu uninfizierter Mausehaut. 17 Stunden nach der Penetration sind die Schistosomula im Stratum germinativum der Epidermis anzutreffen (Abb. 84, 85). Die Parasiten liegen zwischen den Wirtszellen in engem Kontakt mit diesen. Die Epidermiszellen scheinen durch die Anwesenheit der Schistosomula geschädigt und deformiert. Betroffen sind vor allem die Zellmembran und die Mitochondrien, die angeschwollen und zerstört wirken (Abb. 86). Granulocyten, die auf entzündliche Prozesse schließen lassen, sind nicht zu beobachten. Das Tegument der 17-Stunden-Schistosomula ist nur 0,5 µm dick, und sein Aufbau entspricht prinzipiell dem der adulten Schistosomen (Abb. 86). Neben we-

nigen Mitochondrien sind zwei Arten membranumhüllter Einschlüsse zu beobachten:

1. stabförmige, elektronendichte Körper mit einer Länge von 0,2 µm (Abb. 96),

2. elektronenoptisch leer erscheinende Vesikel (Durchmesser 0,2 µm), die Kontakt mit Einfaltungen des Teguments aufzunehmen scheinen (Abb. 96).

Auffallend ist auch hier eine Vielzahl von Dornen, die im Tegument verankert und 1,5 µm lang sind (Abb. 86). Durch den engen Kontakt mit den Epidermiszellen des Wirtes erscheinen sie teilweise umgebogen und liegen flach zwischen Wirtszellen und Parasitentegument, teilweise sind die Dornen auch aufgerichtet und wölben sich in die umgebende Epidermiszellen vor (Abb. 86). Unterhalb des Syncytiums liegt eine Schicht filamentösen Materials (0,3 µm dick), an die sich längs und quer angeordnete Muskelzellen anschließen (Abb. 86). Vereinzelt nehmen parenchymatische Zellen über cytoplasmatische Brücken Verbindung zum Syncytium auf. In den Schistosomula sind neben Wimpernflammenzellen, die zum exkretorischen Apparat gehören, noch einige Drüsenzellen mit elektronendichten Sekretvesikeln zu beobachten (Abb. 90). Weiterhin treten undifferenzierte Zellen auf (4 µm Durchmesser), die einen großen (3,5 µm), chromatinreichen Kern besitzen (Abb. 85). Neben den Schistosomula im Stratum germinativum sind nach 17 Stunden einzelne Parasiten in Haarbalgdrüsen und in Haarfollikeln (epitheliale Wurzelscheide) zu beobachten, die sich somit schon im Bereich der oberen Subcutis befinden. Das Stratum basale ist aber zu diesem Zeitpunkt noch nicht überwunden. Die Parasiten dringen auch vorerst nicht tiefer in die Mäusehaut ein, denn 24 Stunden und 48 Stunden nach Penetrationsbeginn sind sie immer noch in der Epidermis (Stratum germinativum) und deren Derivaten anzutreffen (Abb. 87, 88). Die innere Struktur der Schistosomula erscheint

weitgehend unverändert, in der Kontaktzone zum Wirt jedoch fällt der weitgehende Verlust von Dornen im Parasitentegument auf (Abb. 85, 90). Die Höhe des Teguments (0,5 µm) und seine Struktur unterscheiden sich nicht von 17-Stunden-Schistosomula. Dagegen treten nach 48 Stunden vereinzelt Granulocyten in unmittelbarer Nähe der Schistosomula auf, wobei keine Schädigungen im Parasitentegument beobachtet werden konnten. Nach 72 Stunden haben die Schistosomula die Epidermis verlassen und sind im subepidermalen Stratum papillare (Corium) zu beobachten (Abb. 91). Auffallend ist, daß der Kontakt zu Wirtszellen hier nicht mehr so eng ist wie in der Epidermis. Häufig liegen die Parasiten wie in einer Vakuole ohne direkten Kontakt zum Wirt im Gewebe. An den Mündungen der Penetrationsdrüsen werden Sekretvesikel (0,2 µm Durchmesser) abgegeben, die membranumhüllt sind (Abb. 92). Das Tegument der 72-Stunden-Schistosomula hat sich strukturell kaum verändert; bedingt durch den Dornenverlust erscheint es faltiger als das jüngerer Stadien. Erhalten bleiben die Dornen am Vorderende der Schistosomula und im Syncytium, das die Penetrationsdrüsengänge auskleidet (Abb. 52).

Nach 96 Stunden sind die Parasiten weiter in die Lederhaut vorgedrungen und häufig in der Nähe von Blutkapillaren zu beobachten (Abb. 95). Die Schistosomula sind etwa 80 µm lang und 30 - 50 µm breit und weisen somit während der 96stündigen Wanderungszeit kein signifikantes Größenwachstum auf. Auch zu diesem Zeitpunkt haben sie nur lockeren Kontakt zum Wirtsgewebe (Abb. 93, 94). In ihrer unmittelbaren Nähe sind vermehrt Abwehrzellen (eosinophile Granulocyten) zu beobachten, die aber nie in direktem Kontakt mit den Parasiten anzutreffen sind. So machen die Schistosomula einen intakten Eindruck. Das Tegument ist fast dornenlos bis auf das Vorderende, wo im Zentrum des muskulösen Mundsaugnapfes der ungegabelte Darm mündet (Abb. 94). Das Syncytium, das den Darm

auskleidet, steht in Verbindung mit dem Tegument und ist auch 0,5 µm dick. Es bildet zum Lumen hin microvilliähnliche Strukturen aus und ist wie das Tegument von Muskelzellen unterlagert (Abb. 94). Der Darm hat ein minimales Lumen, das ohne Inhalt zu sein scheint (Abb. 94).

3.7. Nachweis von Glycoproteinen im Tegument eingedrungener S. mansoni-Cercarien (Schistosomula)

Zum Nachweis von Glycoproteinen, wie sie z. B. im "surface coat" auftreten, wird die Thiery-Methode angewendet, wobei nach Perjodsäureoxidation und Hydrazonbildung mit Thiocarbohydrazid ein elektronendichtes Präzipitat mittels Silberproteinat gebildet wird. Nach der Behandlung der unterschiedlich weit in die Wirtshaut eingedrungenen Schistosomula weist das Tegument aller Penetrationsstadien gleich intensiv kontrastierte Strukturen auf. Positive Reaktionen werden auf dem Oberflächenplasmalemma des Teguments deutlich sowie in den Vesikeln des Syncytiums (Abb. 96, 97). Die elektronendichte Schicht als äußere Begrenzung des Teguments ist ca. 10 - 20 nm dick und erscheint an einigen Stellen weniger prägnant, d. h. einen unkontinuierlichen Verlauf aufzuweisen (Abb. 96, 97). Neben Vesikeln mit granulärem Inhalt finden sich solche, die mit konzentrisch angeordneten Lamellen angefüllt scheinen (Abb. 96). Mitochondrien, Dornen und die Matrix des Syncytiums bleiben unkontrastiert, wogegen in Muskel- und Parenchymzellen positive Reaktionen zu beobachten sind (Abb. 96, 97).

4. Diskussion

4.1. Morphologische Kriterien zur Unterscheidung von Schistosoma-Arten

4.1.1. "Klassische" Unterscheidungsmerkmale

Unter "klassischen" Unterscheidungsmerkmalen sind solche morphologischen Kriterien zu verstehen, die, mit bloßem Auge oder dem Lichtmikroskop gut sichtbar, zur Artbestimmung herangezogen werden.

Die Länge der Würmer wird in der beschreibenden Literatur meist als solches Merkmal angegeben (z. B. Flu, 1912; Wright et al., 1972), ist aber zur Charakterisierung einer Art ungeeignet, weil sich Faktoren wie das Alter der Parasiten (Lawson und Draskau, 1977) und die Art des Endwirtes (El-Assal, 1981) auf die Länge der Würmer auswirken. So zeigten sich auch in eigenen Untersuchungen bezüglich der Körperlänge keine artkonstanten Werte innerhalb einzelner Arten.

Die in der vorliegenden Arbeit beobachteten artkonstanten Werte für die Körperbreite bzw. den Durchmesser der Würmer weichen teilweise erheblich von den in der Literatur angegebenen Werten ab. So gibt Khalil (1924) 1 - 1,3 mm für die Breite männlicher S. bovis an, während eigene Untersuchungen nur 0,4 mm ergaben. Auch für die Männchen von S. haematobium (0,9 mm) und S. japonicum (0,8 mm) liegen die Literaturwerte doppelt so hoch wie für die entsprechenden Arten in eigenen Untersuchungen. Die größte Differenz ergibt sich bei den Männchen von S. mansoni, die nach Manson-Bahr (1920) 1,1 mm breit sind, während untersuchte Exemplare durchschnittlich nur 0,3 mm erreichten. Auch die drehrunden Weibchen der definierten Arten erreichten nicht die in der Literatur angegebenen Werte für die Körperbreite. Die Werte aus eigenen Untersuchungen liegen ca. 50 % unter den Literaturwerten. Gründe für diese Abweichungen liegen möglicherweise in der unter-

schiedlichen geographischen Herkunft der Würmer. So beschreibt Gretillat (1964) S. bovis-Männchen aus Khartum (Sudan) mit einer Körperbreite von 0,66 mm, während Khalil (1924) in Ägypten männliche S. bovis mit einer Breite von 1 bis 1,3 mm fand. Eigene Untersuchungen ergaben, daß der Körperdurchmesser der Weibchen von S. intercalatum, S. japonicum und S. mansoni am Hinterende doppelt so groß ist wie am Vorderende. Daraus läßt sich die Abweichung von den Literaturwerten zumindest für diese Arten erklären, denn in der Literatur wird dieser Umstand nicht berücksichtigt. Es muß also angegeben werden, an welcher Körperstelle die Messung erfolgt, um mögliche Abweichungen zu vermeiden. Weiterhin hat auch der Endwirt Einfluß auf die Körpergröße der Parasiten, wie die Untersuchungen von James und Webbe (1975) und El-Assal (1981) deutlich zeigen. So führt ein Größenvergleich zwischen Würmern, die aus Menschen isoliert wurden, und Schistosomen der gleichen Art aus Labormäusen zu unterschiedlichen Ergebnissen. Ein Einfluß des Fixierungsmittels ist nicht auszuschließen, kann aber kaum die Ursache derartig großer Abweichungen sein.

Die Zahl der Hoden ist bei einzelnen Schistosoma-Arten nicht konstant. Das wird auch durch die Literatur belegt, wo Khalil (1924) bei S. bovis vier Hoden beschreibt. Brumpt (1931) und Gretillat (1964) erweitern diese Angabe auf drei bis sechs Hoden pro Männchen. Männliche S. haematobium weisen nach Brumpt (1931) vier bis fünf Hoden auf, Piekarski (1954) erwähnt für die gleiche Art vier bis sechs. Für S. japonicum werden allgemein sieben Hoden angegeben (Brumpt, 1931), wobei eigene Untersuchungen auch Männchen mit fünf oder acht Hoden erbrachten. S. intercalatum besitzt nach Schwetz (1951) vier bis sechs Hoden; Wright et al. (1972) dagegen beschreibt bei der gleichen Art zwei bis sieben Keimdrüsen pro Männchen. Voneinander abweichende Angaben zur Hodenzahl finden sich auch für S. mansoni; so gibt Flu (1912) für einzelne Männchen fünf, sechs, selten auch acht Hoden an, während Brumpt (1931) acht oder neun Hoden pro Männchen beschreibt.

Saoud (1966) erwähnt einen S. mansoni-Stamm in Mwanza, dessen Männchen vier, fünf oder sechs Hoden aufweisen, obwohl dies eigentlich ein Merkmal des S. haematobium-Komplexes sein sollte. Weiterhin sind bei Schistosomen sogenannte "überzählige" Hoden bekannt, die vereinzelt oder zu mehreren im mittleren Körperbereich der Männchen auftreten (El-Assal, 1981; Saoud, 1966). So fand Gönnert (1949) bis zu 19 Hoden in S. mansoni-Männchen. Diese nachgewiesene Varianz bezüglich der Hodenzahl innerhalb definierter Schistosoma-Arten läßt keine eindeutige Zuordnung der Formen aus dem Senegal zu. Männchen dieser Schistosomen besitzen drei, vier oder fünf Hoden und könnten somit jeder der definierten Arten angehören.

Untersuchungen zur Ultrastruktur des männlichen Geschlechtsapparates der Schistosomen zeigen Unterschiede zu anderen Trematoden auf. So besitzen die Spermien der untersuchten Arten bzw. Formen ein einzelnes Axonem, was für S. mansoni bekannt war (Kitajima et al., 1976). Gleiches gilt für Cestoden wie Echinococcus granulosus (Morseth, 1969) und Hymenolepsis-Arten (Ubelaker, 1980; Hunger, 1981). Trematoden wie Dicrocoelium dendriticum (Morseth, 1969), Fasciola hepatica (Hendelberg, 1962), Haematoloechus medioplexus (Burton, 1972) und Opisthorchis-Arten (Fehrenbacher, 1982) weisen dagegen zwei Axoneme auf. Gattungsspezifisch scheint auch der Aufbau des Axonems zu sein; es besitzt eine 9 x 2 + 0 Microtubulistruktur. Bei D. dendriticum und Opisthorchis-Arten werden dagegen 9 x 2 + 1 Microtubuli beschrieben (Fehrenbacher, 1982). Gleiches gilt für H. medioplexus (Burton, 1972) und Cryptocotyle lingua (Rees, 1979). Abweichend davon befindet sich eine 9 x 2 + 2 Microtubulistruktur in den Axonem von F. hepatica (Gresson und Perry, 1961). Innerhalb der Gattung Schistosoma wurden diesbezüglich keine Artcharakteristika beobachtet.

Die Saugnäpfe männlicher Schistosomen sind für die Artenbeschreibung in zweierlei Hinsicht interessant:

1. der Größenvergleich beider Saugnäpfe und
2. die Verbindung des Bauchsaugnapfes mit dem Körper.

So ergaben eigene Untersuchungen, daß der Durchmesser des Bauchsaugnapfes von vier definierten Arten (S. bovis, S. mattheei, S. haematobium und S. intercalatum) doppelt so groß ist wie der Mundsaugnapf. Tulloch et al. (1977) und Kuntz et al. (1976) bestätigen dies für S. mattheei und S. haematobium, wogegen Wright et al. (1972) für S. intercalatum gleich große Saugnäpfe beschreibt. Für S. bovis werden sowohl gleich große Saugnäpfe angegeben (Gretillat, 1964) wie auch die zweite Möglichkeit, nämlich daß der Bauchsaugnapf doppelt so groß ist wie der Mundsaugnapf (Khalil, 1924). Männchen von S. japonicum und S. mansoni besitzen Saugnäpfe mit gleichem Durchmesser (Sakamoto und Ishii, 1977; Miller et al., 1972), was durch eigene Untersuchungen bestätigt wird. Der Bauchsaugnapf der Schistosomen-Männchen kann über einen kurzen Stiel mit dem Körper verbunden sein (gestielt) oder ohne Stiel mit breiter Basis aufsitzen (ungestielt). Einen gestielten Bauchsaugnapf besitzen nach eigenen Untersuchungen vier der definierten Arten (S. haematobium, S. intercalatum, S. japonicum und S. mansoni). Dies wird von Autoren zumindest für S. intercalatum (Wright et al., 1972) und S. mansoni (Miller et al., 1972) bestätigt. Einen ungestielten Bauchsaugnapf dagegen weisen in Übereinstimmung mit eigenen Untersuchungen die Männchen von S. bovis (Gretillat, 1964) und S. mattheei (Tulloch et al., 1977) auf. Entsprechend dieser Merkmalskombination läßt sich eine Schistosoma-Form aus Rindern im Senegal zu S. bovis, die anderen entweder zu S. haematobium oder zu S. intercalatum zuordnen. Die Schafschistosomen aus dem Senegal unterscheiden sich bezüglich ihrer Saugnäpfe untereinander nicht. Nach Größe und Aufbau könnten sie S. mansoni ebenso zugeordnet werden wie auch S. japonicum oder S. intercalatum. Eine eindeutige Zuordnung ist über diese Merkmalskombination nicht möglich. Hinzu kommt, daß die Angaben für gleiche Arten in der Literatur nicht einheitlich sind (z. B. für S. bovis), was

möglicherweise wieder durch unterschiedliche geographische Herkunft bedingt ist. Auch die Angaben zu einem gestielten bzw. ungestielten Bauchsaugnapf müssen mit einem Fragezeichen versehen werden, denn der Bauchsaugnapf ist ein vorstülpbares Organ (Silk et al., 1969) und kann bei jedem Wurm je nach Kontraktionsgrad gestielt oder ungestielt erscheinen. So ist der als ungestielt beschriebene Bauchsaugnapf von S. bovis-Männchen (Gretillat, 1964) nach den Untersuchungen von Kuntz et al. (1979) deutlich gestielt. Die Angaben aus eigenen Untersuchungen dazu sollen dem Vergleich mit Literaturbeschreibungen dienen, wobei das Erscheinungsbild der Mehrzahl der Männchen jeder Art bzw. Form berücksichtigt wurde, unabhängig davon, ob es sich wirklich um ein morphologisches Merkmal handelt oder nicht.

Die Schistosomen-Weibchen besitzen einen unpaaren Enddarmabschnitt ("Caecum") von unterschiedlicher Länge. Für die untersuchten definierten Arten wird in Übereinstimmung mit eigenen Untersuchungen die Vereinigung der paarigen Darmschenkel kurz hinter der Körpermitte beschrieben (Brumpt, 1931). Eine Ausnahme bilden lediglich weibliche S. mansoni, deren Enddarmabschnitt länger als die halbe Körperlänge ist. Dies wird durch Schwetz (1951) bestätigt. Bei weiblichen Haustierschistosomen aus dem Senegal liegt die Vereinigung der Darmschenkel in jedem Fall kurz hinter der Körpermitte. Somit ist aufgrund dieses Kriteriums eine Zuordnung dieser Formen zu S. mansoni ausgeschlossen. Darüber hinaus ist eine Bestimmung der Artzugehörigkeit nicht möglich. Bei allen untersuchten Schistosoma-Arten ist der Darm von einem vielkernigen Syncytium ausgekleidet, wie es für S. mansoni von Spence und Silk (1970) beschrieben wurde. Gleiches gilt für viele andere Trematoden (Erasmus, 1977) wie Dicrocoelium dendriticum und Opisthorchis-Arten (Fehrenbacher, 1982); Fasciola hepatica dagegen weist ein zelliges Darmepithel auf (Robinson und Threadgold, 1975). Das Syncytium des Darms hat die Merkmale eines Transportepithels; es enthält eine große Anzahl Mitochondrien, rauhes ER und lipidhaltige Vesikel, die auch

im Darmlumen anzutreffen sind. Weiterhin sind microvilliähnliche Strukturen ausgebildet, die verzweigt und schlaufenförmig angeordnet sind; hinzu kommen Auffaltungen der basalen Plasmamembran. Das Darmepithel hat sekretorische und resorbierende Funktion, was durch Untersuchungen von Spence und Silk (1970) für S. mansoni und von Fujino und Ishii (1970) für S. japonicum belegt wird. Gleiches gilt für das zellige Darmepithel von Fasciola hepatica (Moss, 1970; Hanna, 1975). Die microvilliähnlichen Strukturen des Darmepithels sind breite, blattförmige Ausbildungen wie Fujino und Ishii (1970) für S. japonicum in rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigten. Cytoplasmatische Strukturen gleicher Art wurden auch bei S. mansoni (Spence und Silk, 1970) und S. haematobium (Sodeman et al., 1972) sowie bei allen Arten und Formen der eigenen Untersuchungen nachgewiesen. Bei Gorgoderidae und Paramphistomidae dagegen haben sie typische Microvilliform, während Ophistorchiidae und Dicrocoelidae dünne, bandförmige Strukturen aufweisen. Bei Fasciolidae und Echinostomatidae sind die Lamellen zusätzlich mit haarförmigen Spitzen versehen (Fujino und Ishii, 1970). Im Darmlumen, meist in unmittelbarer Nähe der Oberflächenstrukturen des Epithels, findet sich verdautes Material, Reste der von den Würmern aufgenommenen Erythrocyten. Signifikante Artunterschiede bezüglich der Ultrastruktur des Darms wurden nicht beobachtet.

Die Breite eines mit Eiern angefüllt Uterus wurde von van den Berghe (1937) ins Verhältnis zur Gesamtbreite des Körpers weiblicher Schistosomen gesetzt und als Charakteristikum zur Unterscheidung von S. bovis und S. mattheei beschrieben. Eigene Untersuchungen bestätigen, daß der Körper von S. mattheei-Weibchen etwa 4- bis 5mal so breit ist wie der Uterus. Nach van den Berghes Angaben ist der Körper weiblicher S. bovis kaum doppelt so breit wie der Uterus; eigene Untersuchungen ergaben ein Verhältnis von 3 : 1. Der Unterschied bezüglich dieses Merkmals ist bei untersuchten Exemplaren beider Spezies nicht so signifikant, wie es van den Berghe

erschien. Beim Vergleich der Werte für die übrigen definierten Arten (S. haematobium, S. mansoni, S. japonicum) mit Angaben für die entsprechenden Arten in der Literatur läßt sich eine weitgehende Übereinstimmung erkennen. Manson-Bahr (1920) beschreibt bei S. haematobium ein Körper-Uterusbreiteverhältnis von 3 - 5 : 1 (eigene Untersuchungen 3 bis 5 : 1) und bei S. mansoni 2 - 3 : 1 (eigene Untersuchungen 3 : 1). Bei S. japonicum liegt der Wert bei 4 - 5 : 1 (Voge et al., 1978 a) (eigene Untersuchungen 5 : 1). Lediglich bei S. intercalatum weichen die Werte eigener Untersuchungen (3 bis 4 : 1) erheblich von den Angaben nach Wright et al. (1972) ab, die ein Verhältnis von 5 - 7 : 1 angegeben. Zur Unterscheidung der Schistosoma-Formen aus dem Senegal ist das Merkmal nicht geeignet. So unterscheiden sich die beiden Formen aus Rindern untereinander gar nicht - beide weisen ein Verhältnis von 3 : 1 auf - und von den Schistosomen aus Schafen nur unwesentlich. Bei den drei Formen aus Schafen ist der Körper der Weibchen 4mal so breit wie ihr Uterus (4 : 1).

Der Uterus der Schistosomen ist von einem syncytialen Epithel ausgekleidet, dessen Höhe vom Dehnungszustand abhängig ist; denn wenn der Uterus mit Eiern gefüllt ist, erscheint es abgeflacht. Die syncytiale Natur des Uterusepithels wurde von Spence und Silk (1971 a) auch für S. mansoni beschrieben. Die Autoren beobachteten darüber hinaus und im Gegensatz zu eigenen Untersuchungen syncytiale Epithelien auch in den übrigen Bestandteilen des weiblichen Geschlechtsapparates. Gönnert (1955) nimmt dagegen an, daß sich das Syncytium aus dem zelligen Ootypepithel entwickelt hat, dessen Kerne pyknotisch geworden sind und ausgeschleust wurden. Eigene Untersuchungen lassen vermuten, daß das Uterusepithel aus einer Einfaltung des Teguments entsteht; so wurden bei einem S. haematobium-Weibchen im Uterusepithel Dornen beobachtet, wie sie sonst nur im Tegument anzutreffen sind. Im Gegensatz zu anderen Trematoden (Ebrahimzadeh, 1966) ist der Uterus der Schistosomen nicht von Drüsenzellen umgeben. Sekrete die-

ser Drüsenzellen führen zu einer Verdickung der Eischale, wie es Coil (1965) bei Hydrophitrema gigantica nachgewiesen hat. Das Uterusepithel der Schistosomen weist Kriterien eines Transportepithels auf, wobei an der Schale der intra-uterinen Eier während der Passage durch den Uterus keine morphologischen Veränderungen zu beobachten sind. Aus der Ultrastruktur des Uterus lassen sich keine Charakteristika für die untersuchten Arten und Formen ableiten.

4.1.2. Tegument

Die Schistosomen besitzen ein typisches Trematodentegument (Morris und Threadgold, 1968), ein kernloses Syncytium, das über cytoplasmatische Brücken mit darunterliegenden Parenchymzellen verbunden ist. Die Dicke des Schistosomentegu-ments liegt in der Größenordnung der Opisthorchis-Arten (1,4 bis 4 µm) (Fehrenbacher, 1982), während es bei Dicrocoelium dendriticum etwa doppelt so hoch (Becker et al., 1980) und bei Fasciola hepatica ca. viermal dicker ist (Hockley, 1973). Eine Ausnahme bilden lediglich die Männchen von Schistosoma japonicum, deren dorsales Tegument doppelt so dick erscheint. Hervorgerufen wird dieser Eindruck durch große Auffaltungen der äußeren Plasmamembran, so daß die Höhe des Syncytiums ohne diese Strukturen auch nur ca. 3 µm mißt.

Die zwei im Tegument von S. mansoni auftretenden Vesikel-Typen (Morris und Threadgold, 1969; Hockley, 1973) wurden auch bei S. japonicum (Inatomi et al., 1969) und bei allen Arten und Formen der eigenen Untersuchungen beobachtet. Die elektronendichten Vesikel enthalten nach Wilson und Barnes (1974 a, b) neutrale Glycoproteine und dienen bei anderen Trematoden der Glycocalyxbildung (Erasmus, 1967). Bei Schistosomen dagegen ist keine Glycocalyx nachweisbar, sondern es existiert analog dazu eine Membranocalyx, die auch bei Aporocotylidae und Spirorchiidae auftritt (McLaren und Hockley, 1977). Sie wird durch die "membranösen" Vesikel gebil-

det bzw. kontinuierlich erneuert und bietet Schutz vor Abwehrkräften des Wirtes (Wilson und Barnes, 1977 a, b). Die Funktion der elektronendichten Vesikel im Schistosomentegument bleibt unklar. Die ebenfalls im Tegument aller untersuchten Schistosomen beobachteten elektronenoptisch leeren Vesikel wurden von Wilson und Barnes (1974 b) bei S. mansoni als "Oberflächenkanäle" gedeutet, die möglicherweise dem horizontalen Transport von Flüssigkeiten innerhalb des Tegu-ments dienen. Die allgemeine Morphologie des Teguments erinnert an ein Transportepithel, obwohl die Einfaltung der Basalmembran sowie die Faltung der äußeren Plasmamembran auch für die Flexibilität der Würmer nötig sein könnten (Hockley, 1973). Eine resorbierende und sekretorische Aktivität des Teguments von S. mansoni wurde von Isserhoff et al. (1972), Asch und Read (1975) und Wilson und Barnes (1979) nachgewiesen. Weiterhin wurde von Wheater und Wilson (1976) im Tegument von S. mansoni ein Enzymspektrum festgestellt, das bemerkenswerte Ähnlichkeit mit dem von Dünndarmepithelzellen der Mammalier hat. Die anderen am Aufbau des Teguments beteiligten Strukturen wie Parenchym- und Muskelzellen unterschieden sich bei den untersuchten Arten und Formen nicht und sind identisch mit den bei S. mansoni beschriebenen Elementen (Reissig, 1970). Die Parenchymzellen mit cytoplasmatischer Verbindung zum Syncytium sind gleich strukturiert und lassen sich nicht wie bei Fasciola hepatica in zwei Zelltypen einteilen (Silk et al., 1969).

Durch die äußerlich sichtbaren Ausbildungen des dorsalen Teguments männlicher Schistosomen (Warzen und Dornen) können die untersuchten Arten und Formen in drei Kategorien eingeteilt werden:

1.
Das dorsale Tegument bildet weder Warzen noch Dornen aus. Hierzu gehört nach eigenen Untersuchungen und Beobachtungen von Sakamoto und Ishii (1977) S. japonicum. Von Voge et al. (1978 a) wird dagegen auch ein Laborstamm von S. japonicum

beschrieben, der vereinzelte Dornen im dorsalen Tegument aufweist. Nach Untersuchungen von Voge et al. (1978 d) gehört auch S. mekongi in diese Kategorie.

2.

Das dorsale Tegument bildet Warzen ohne Dornen aus. Hier sind S. bovis und S. mattheei einzuordnen, deren Oberflächenstrukturen einander sehr ähneln. Dies wird für S. bovis von Kuntz et al. (1979) und für S. mattheei von Hockley und McLaren (1977) bestätigt. Tulloch et al. (1977) dagegen beschreiben bei S. mattheei zusätzlich einige wenige Dornen zwischen den Warzen. Weiterhin gehört zu dieser Kategorie noch S. margrebowiei, eine Schistosomen-Art aus Rindern und Antilopen in Afrika (Ogbe, 1982). Dieser Gruppe läßt sich auch je eine Form aus Rindern und aus Schafen im Senegal zuordnen.

3.

Das dorsale Tegument bildet Warzen und Dornen aus. Dazu gehören nach eigenen Untersuchungen S. haematobium, S. intercalatum und S. mansoni. S. haematobium unterscheidet sich von den beiden anderen Arten durch die große Zahl von Dornen pro Warze und durch das Auftreten von Dornen auch zwischen den Warzen. Gleiche Beobachtungen machten Kuntz et al. (1976). Männchen von S. mansoni weisen dagegen weniger Dornen pro Warze auf, und zwischen den Warzen sind keine Dornen zu beobachten; dies stimmt mit Untersuchungen von Silk et al. (1970), Miller et al. (1972) und Voge und Mansour (1980) überein. Die Warzen im Tegument von S. intercalatum besitzen einen charakteristischen dornenfreien apikalen Pol, der auch von Kuntz et al. (1977) beschrieben wird. Die übrigen drei Formen aus Haustieren im Senegal sind in diese Gruppe einzuordnen, wobei je eine Form aus Rindern und eine aus Schafen sehr große Ähnlichkeit mit S. intercalatum hat. Eine weitere Form aus Schafen ist bezüglich der Oberflächenstruktur identisch mit S. haematobium.

Die An- oder Abwesenheit von Warzen und Dornen wird als Artcharakteristikum angesehen. So bestätigen auch eigene Untersuchungen eine auffallende Konstanz im äußeren Erscheinungsbild einzelner Arten. Es besteht allerdings auch die Möglichkeit, daß Schistosomen, die dornenlos erscheinen, diese Strukturen besitzen, sie aber ins Syncytium zurückgezogen haben. Dies erscheint durch den engen Kontakt der Dornenbasis mit Muskelzellen durchaus wahrscheinlich, konnte aber nach TEM-Untersuchungen nicht bestätigt werden. Demzufolge müßte eine Schistosomen-Art, deren tegumentale Warzen mit oder ohne Dornen erscheinen können, wie S. leiperi (Southgate et al., 1981), einer vierten Kategorie zugeordnet werden.

4.1.3. Vitellarium

Die Vitellogenese wurde von Erasmus (1975) und Kaymer (1981) bei S. mansoni untersucht und detailliert beschrieben. Sie scheint bei allen untersuchten Schistosoma-Arten und -Formen in gleicher Weise abzulaufen. Die Dotterzellen erfahren während der Reifung einen Größenzuwachs um 100 %, wodurch das Kern-Plasma-Verhältnis zugunsten des Cytoplasmas verschoben wird. Das rauhe ER wird auffallender Bestandteil reifender Dotterzellen und erreicht einen hohen Ordnungsgrad. Es werden Vesikel abgeschnürt, die Erasmus und Davies (1979) als "Kalkkörper" bezeichnen, weil sie Calciumphosphate und -carbonate enthalten. Ihre Funktion bleibt ungeklärt. Diese Vesikel treten innerhalb der Trematoden offenbar nur bei der Gattung Schistosoma auf; so sind sie in Dotterzellen von Fasciola hepatica (Irwin und Threadgold, 1970), Dicrocoelium dendriticum und Opisthorchis-Arten (Fehrenbacher, 1982) nicht nachzuweisen. Kalkkörper ähnlicher Struktur sind bekannt von Cestoden wie Taenia taeniaeformis (Nieland und von Brand, 1969) und larvalen Echinococcus-Arten (Tacke, 1980). Dort entstehen sie allerdings einzeln in je einer Glycogenspeicherzelle und füllen sie im ausdifferenzierten Zustand völlig aus. Die Membran der Schalentropfenvesikel, die sich

in reifenden Dotterzellen bilden, stammt ebenfalls vom rauhen ER, wie Hanna (1976) für Fasciola hepatica nachwies. Die ursprünglich als "Dottertropfen" bezeichneten Vesikel wurden schon von Goldschmidt (1906) mit der Eischalenbildung in Zusammenhang gebracht. Sie enthalten Vorstufen des Schalenmaterials Sclerotin; nämlich Protein, Phenol und Phenolase (Smyth und Clegg, 1959; Burton, 1967). Diese Schalentropfenvesikel, die sich wie die lipidhaltigen Vakuolen bei fortschreitender Zelldifferenzierung vergrößern, füllen die reifen Dotterzellen völlig aus. In intra-uterinen Eiern sind sie nicht mehr anzutreffen, weil sie für die Bildung der Eischale aufgebracht wurden (Kaymer, 1981). Neben lipidhaltigen Vesikeln wurde von Erasmus (1973) in Dotterzellen von S. mansoni auch ein geringer Gehalt von Glycogen beschrieben. Dies konnte nach eigenen Untersuchungen weder für S. mansoni noch für eine der anderen Arten bzw. Formen bestätigt werden. Ob die Lipid-Vesikel in den Dotterzellen der Ernährung des sich entwickelnden Embryos dienen, ist ungeklärt und wurde schon von Goldschmidt (1906) bestritten. Auch Gönnert (1955) vermutet, daß die Dotterzellen lediglich als Lieferant der für das Wachstum der Embryos notwendigen Flüssigkeit dienen und die Lipide eher als Endprodukte eines anaeroben Stoffwechsels anzusehen sind. Demzufolge wäre auch die Bezeichnung "Dotterzelle" unkorrekt, und der Zelltyp müßte neu benannt werden.

Die reifen Dotterzellen gelangen in den Vitelloduct, dessen auskleidendes Epithel von einigen Autoren als syncytial beschrieben wird. So wurde von Spence und Silk (1971 a) bei S. mansoni und Fehrenbacher (1982) bei Dicrocoelium dendriticum und Opisthorchis-Arten keine zellige Epithelstruktur beobachtet. Dagegen fanden Gönnert (1962) bei Fasciola hepatica und Erasmus (1973) bei S. mansoni Epithelzellen im Vitelloduct; dies trifft nach eigenen Beobachtungen für alle untersuchten Schistosoma-Arten und -Formen zu. Die Epithelzellen bilden zum Lumen hin microvilliähnliche Strukturen aus, die von passierenden Dotterzellen zusammengedrückt werden und dann wie

Membranstapel zwischen Dotterzelle und Vitelloductwand erscheinen. Kurz vor der Vereinigung mit dem Oviduct treten zusätzlich Cilien auf, wie sie bei S. mansoni von Spence und Silk (1971 a) und Erasmus (1973) beschrieben wurden. Dagegen weist das Epithel des Vitelloducts von Fasciola hepatica (Gönnert, 1962), Dicrocoelium dendriticum und Opisthorchis-Arten (Fehrenbacher, 1982) keine Cilien auf. Charakteristika für die einzelnen untersuchten Schistosoma-Arten und -Formen wurden weder in der Struktur der Dotterzellen noch in der Morphologie des Vitelloducts beobachtet. Lediglich S. mansoni-Weibchen unterscheiden sich durch die Länge ihres Vitellariums, das über die hintere Körperhälfte hinaus nach vorn reicht, von den übrigen untersuchten Schistosomen mit einem wesentlich kürzeren Dotterstock.

4.1.4. Ovarium, Oviduct und Ootyp

Das Ovarium der Schistosomen ist wie bei allen Trematoden als unpaares Organ ausgebildet. Es liegt immer zwischen den paarigen Darmschenkeln unmittelbar vor deren Vereinigung zum unpaaren Enddarmabschnitt. Bei allen untersuchten Schistosoma-Arten und -Formen liegt das Ovar in der hinteren Körperhälfte; lediglich bei S. mansoni befindet es sich vor der Körpermitte. Diese Beobachtungen finden in den Untersuchungen von Schwetz (1951) ihre Bestätigung. Daneben wird von Brumpt (1931) eine weitere Schistosomen-Art beschrieben, deren Ovarium in der vorderen Körperhälfte liegt, S. rodhaini, die aus Nagetieren in Afrika isoliert wurde.

Die eigenen Untersuchungen zur Ovarform werden durch Angaben aus der Literatur teilweise bestätigt. So beschreibt van den Berghe (1937) für S. mattheei ein zylindrisches Ovarium mit abgerundeten Ecken, und Wright et al. (1972) beobachtete bei S. intercalatum ebenfalls in Übereinstimmung mit eigenen Untersuchungen einen spiralig gedrehten Eierstock. S. mansoni dagegen soll nach Brumpt (1931) ein ovoides Ovar besit-

zen, während es nach eigenen Beobachtungen durchweg spiralig erschien. Widersprüchlich sind auch die Angaben zum Ovarium von S. bovis; so ist die Form nach van den Berghe (1937) spiralig, während sie nach Gretillat (1964) oval sein sollte. Eigene Untersuchungen bestätigen die Angaben von van den Berghe (1937). Die Tatsache, daß Individuen einer Art verschiedene Ovar-Formen aufweisen und atypische Ausprägungen existieren, lassen eine Artunterscheidung aufgrund dieses Kriteriums nicht zu. So ist die Form des Ovars möglicherweise durch das Alter der einzelnen Würmer bedingt und die atypischen Formen als Übergangsstadien zu definieren. Eine altersbedingte Formänderung des Ovars beobachtete schon Flu (1912). Das bedeutet, daß ein anfänglich ovoides Ovarium mit zunehmendem Alter der Weibchen erst zylindrisch und schließlich spiralig gedreht erscheint. Damit ließe sich auch die unterschiedliche Länge der einzelnen Ovar-Formen erklären. Ein kurzes gedrungen erscheinendes Ovar mit einer Länge von 220 µm wächst auf die Länge eines zylindrisch gestreckten (560 µm) an und verkürzt sich durch spiraliges Einrollen auf 350 µm.

Auch in der Ultrastruktur des Organs sind keine Artcharakteristika zu beobachten. Die Wand des Ovars besteht aus einem zelligen Epithel, wie es für S. mansoni von Gönnert (1955) und Erasmus (1973) beschrieben wurde. Spence und Silk (1971) beschreiben dagegen bei der gleichen Art ein syncytiales Epithel. Die von Gönnert (1955) für S. mansoni angegebene zonale Anordnung der Oogenesestadien innerhalb der Ovarlängsachse ist charakteristisch für alle untersuchten Schistosomen. Bei Dicrocoelium dendriticum und Opisthorchis-Arten wurde eine solche Anordnung nicht beobachtet (Fehrenbacher, 1982). Die in der Peripherie reifender Oocyten auftretenden elektronendichten Körper wurden von Erasmus bei S. mansoni als "Rindengranula" beschrieben und finden sich in dieser charakteristischen Anordnung auch bei den übrigen untersuchten Schistosomen. Kleiner und über die gesamte Oocyte verteilt sind bei Dicrocoelium dendriticum und bei Opisthorchis-Arten (Feh-

renbacher, 1982). Über die Funktion dieser Körper ist wenig bekannt; aus ihrem Fehlen in Oocyten, die sich im Oviduct befinden, schließt Erasmus (1973) auf eine mögliche Beteiligung an der Befruchtung.

Der Oviduct der Schistosomen ist aufgrund unterschiedlicher Strukturierung seiner Epithelzellen in drei Abschnitte zu gliedern. Dies stimmt mit den Untersuchungen von Erasmus (1973) an S. mansoni überein. Ein Receptaculum seminis s.s., ein eigenständiges Organ neben dem Oviduct wie bei anderen Digenea (Fehrenbacher, 1982), tritt bei Schistosomen nicht auf. Hier dient ein erweiterter Teil des Oviducts selbst als Speicher für die Spermazellen und wird als Receptaculum seminis oviductum bezeichnet (Ebrahimzadeh, 1966). Fasciola hepatica weist ein sogenanntes Receptaculum seminis uterinum auf, d. h., eine Erweiterung des oberen Uterus dient als Spermienspeicher (Gönnert, 1962). Oviduct und Vitelloduct sind strukturell sehr ähnlich konzipiert, was nicht weiter verwundert, denn der Dotterstock ist phylogenetisch als modifizierter Teil des Ovariums zu betrachten (Gönnert, 1955). Die im Receptaculum seminis befruchteten Eizellen werden durch den Oviduct geleitet, dessen Endabschnitt zusätzlich mit Cilien ausgestattet ist, die eigentümlicherweise zum Ovarium gerichtet sind und so die Einwanderung der Spermazellen unterstützen können; für den Transport der Eizellen dagegen müßte eine Schlagumkehr der Cilien angenommen werden.

Nach der Vereinigung mit dem Vitelloduct mündet der so entstandene Vitello-Oviduct in den Ootyp, dem Ort der Eischalenbildung (Gönnert, 1955; Löser 1965 a). In unmittelbarer Nähe der Mündung des Vitello-Oviductes finden sich Zellen der Mehlis'schen Drüse, die ihre Sekrete ins Ootyplumen abgeben. Die langgestreckten Drüsenzellen verlaufen offensichtlich zwischen den Zellen des Ootypepithels und nicht intrazellulär wie Gönnert (1955) vermutete. Die Schistosomen weisen lediglich einen Drüsenzelltyp auf, wie er bei S. mansoni von Erasmus (1973) und Spence und Silk (1971 b) beschrieben wur-

de. Die Mehlis'sche Drüse anderer Trematoden, z. B. Fasciola hepatica (Thorsell und Björkman, 1965) und Haematoloechus medioplexus (Bogitsh, 1970), besteht dagegen aus zwei Zelltypen, die unterschiedliche Sekrete produzieren. So werden seröse Sekrete aus "membranösen Körpern" und muköse aus "dichten Körpern" beschrieben. Ihre Funktion ist nicht endgültig geklärt; Löser (1965 b) nimmt an, daß die Ausbildung sclerotisierter Eischalen nur in der Anwesenheit seröser Sekrete möglich ist. So fehlen Sclerotinschalen bei Eiern von Taeniidae und Thysanosominae (Cestoden). Den mucösen Sekreten wird Gleitfunktion (Bogitsh, 1970) bzw. eine Beteiligung an der Einwanderung der Spermazellen zugesprochen (Gönnert, 1955). Die Zellen der Mehlis'schen Drüse der untersuchten Schistosoma-Arten und -Formen beinhalten zwei Typen von Sekretvesikeln, die den "membranösen" und "dichten Körpern" sehr ähneln. Sie liegen allerdings nebeneinander in den Zellen vor und sind nicht auf verschiedene Zelltypen verteilt. Diese Beobachtungen bestätigen die Untersuchungen von Spence und Silk (1971 b) an S. mansoni. Die Autoren interpretieren den Befund durch die Annahme, daß es sich um verschiedene Entwicklungsstadien ein und desselben Sekrettyps handelt. Dies wird durch eigene Untersuchungen unterstützt; so treten die "dichten Körper" (Vesikel mit elektronendichtem Inhalt) ausschließlich in den Zellausläufern somit in unmittelbarer Nähe des Ootyplumens auf (Kaymer, 1981). Die Sekrete sind in jedem Fall von einer Membran umhüllt, die von Spence und Silk (1971 b) nicht beobachtet wurde. Der Ootyp der Schistosomen ist von einem einschichtigen Zellepithel ausgekleidet, wie es von Gönnert (1955) und Erasmus (1973) für S. mansoni beschrieben wurde. Die Zellen sollen sekretorisch tätig sein (Gönnert, 1955). Ihre Funktion entspräche der des zweiten Zelltyps in der Mehlis'schen Drüse anderer Trematoden, nämlich der Produktion eines serösen Sekrets (Löser, 1965 c). Beobachtungen von Erasmus (1973) und eigene Untersuchungen lassen Vermutungen über eine sekretorische Tätigkeit, die mit der von Drüsenzellen der Mehlis'schen Drüse vergleichbar wären, nicht zu. Im Cytoplasma der Epithelzellen

sind zwar Vesikel anzutreffen, jedoch nicht in solchen Mengen wie es für Drüsenzellen typisch ist. Das Ootypepithel dient nach Irwin und Threadgold (1972) der Versorgung des Eies in der Anfangsphase der Schalenbildung. Die Formänderung der Epithelzellen, die Gönnert (1955) veranlaßten, apokrine Drüsenzellen anzunehmen, wird vermutlich durch die An- bzw. Abwesenheit von Eiern im Ootyp bewirkt. Nach eigenen Untersuchungen erscheinen die Epithelzellen abgeflacht, wenn sich ein Ei im Ootyplumen befindet, und sie richten sich wieder auf, nachdem das Ei in den Uterus abgegeben wurde.

Bezüglich der Morphologie der Eibildungsstätte unterscheiden sich die Schistosomen deutlich von anderen Trematoden; innerhalb der Gattung Schistosoma jedoch werden strukturelle Unterschiede nicht deutlich.

4.1.5. Eier

Die Morphologie der Schistosomeneier wird von vielen Autoren als bedeutendes Kriterium zur Artunterscheidung und Diagnose angesehen (Schwetz, 1951; Pitchford, 1965; Southgate und Knowles, 1977). Allerdings variieren die Angaben zur Länge und Breite der Eier derartig, daß eine exakte Abgrenzung der einzelnen Schistosoma-Arten nicht möglich ist. So weisen auch die Ergebnisse eigener Untersuchungen im Vergleich zu entsprechenden Angaben von Autoren teilweise große Abweichungen auf. S. japonicum-Eier aus dem Uterus sind nach eigener Beobachtung 50 - 60 µm lang, während Voge et al. (1987) eine Länge von 70 - 100 µm angeben. Ähnlich ist es bei der Länge von S. mansoni-Eiern, die nach Flu (1912) 112 - 162 µm lang sind, wogegen eigene Untersuchungen nur 80 - 100 µm ergaben. Gleiches zeigt sich bei Eiern von S. bovis, die Khalil (1924) mit 160 - 180 µm Länge angibt, während die Werte aus eigenen Beobachtungen deutlich niedriger liegen (100 - 150 µm). Es ist zu vermuten, daß die große Abweichung in den Angaben zur Eilänge durch den Vergleich verschiedener Reifungs-

grade begründet wird. So beziehen sich die Werte aus eigenen Untersuchungen immer auf intra-uterine Eier, die nachweislich wesentlich kleiner sind als abgelegte im Gewebe oder in Faeces bzw. Urin (Le Roux, 1955). Dieses Phänomen bleibt in der Literatur häufig unberücksichtigt. Die Untersuchungen zur Eilänge der übrigen definierten Arten ergaben Werte, die im Bereich der publizierten liegen. Van den Berghe (1937) beschreibt bei S. mattheei 90 - 205 µm lange Eier (80 - 140 µm aus eigenen Untersuchungen); S. haematobium-Eier sind nach Brumpt (1931) 70 - 120 µm lang (70 - 100 µm aus eigenen Untersuchungen), und die Länge der Eier von S. intercalatum beträgt 130 - 150 µm (Southgate et al., 1975) (90 - 140 µm aus eigenen Untersuchungen). Bezüglich der Breite der intrauterinen Eier ergeben sich entsprechende Befunde. Unverkennbar ist der Einfluß der geographischen Herkunft und der Art des Endwirtes auf die Größe der Schistosomen-Eier, was von Wright et al. (1972) am Beispiel S. intercalatum und von El-Assal (1981) bei S. mansoni und S. haematobium deutlich gemacht wird. Es zeigt sich, daß eine zweifelsfreie Artunterscheidung aufgrund der Eilänge und -breite nicht vorzunehmen ist; dies wird von Pitchford (1965) bestätigt.

Bei Betrachtung der Form von Schistosomen-Eiern lassen sich grundsätzlich zwei Typen klassifizieren:

1. Eier, die mit einem Seitenstachel versehen sind, und
2. Eier, die einen terminal ansetzenden Stachel aufweisen.

Zur ersten Gruppe gehört S. mansoni, wobei der Seitenstachel zwar erkannt, aber lange Zeit für abnormal gehalten wurde. Als Produzenten sollten unreife Weibchen von S. haematobium in Frage kommen (Looss, 1908). Weiterhin ist S. japonicum zu nennen mit einem kurzen Seitenstachel an den kugelförmigen Eiern, die lange als stachellos galten (Flu, 1912).

In die zweite Gruppe sind S. bovis, S. mattheei, S. haematobium und S. intercalatum sowie alle untersuchten Formen aus

dem Senegal einzuordnen, deren Eier mehr oder weniger spindelförmig aussehen und schwer voneinander zu unterscheiden sind. So weist Schwetz (1951) darauf hin, daß S. mattheei- und S. intercalatum-Eier keine Unterschiede aufweisen, und er vermutet, daß S. intercalatum an den Menschen adaptierte S. mattheei seien. Die Charakterisierung wird zusätzlich dadurch erschwert, daß fertile Hybride vorkommen, deren Eier sich von denen der Eltern unterscheiden (Southgate et al., 1976). Autoren betrachten die Ziehl-Neelsen-Methode zur Färbbarkeit der Eischale als Möglichkeit zur Identifizierung der Eier von S. intercalatum. Die Eischalen von S. intercalatum, S. mansoni und S. japonicum reagieren positiv (Rotfärbung) im Gegensatz zu den Schalen der Endstacheleier von S. bovis, S. mattheei und S. haematobium (Lichtenberg und Lichtenberg, 1954; Rousset et al., 1962; Muller und Taylor, 1972). Die Untersuchungen der Autoren beziehen sich auf Eier aus Gewebe bzw. Faeces. Eigene Untersuchungen an isolierten intra-uterinen Eiern bestätigen die positive Reaktion für die Eischalen von S. mansoni und S. japonicum; die Schalen von S. intercalatum-Eiern ließen sich dagegen nicht in vergleichbarem Maße anfärben. Das Resultat ähnelt eher den nicht färbbaren Eischalen von S. bovis, S. mattheei und S. haematobium sowie sämtlichen Haustierschistosomen aus dem Senegal. Zur Charakterisierung der intra-uterinen Eier von S. intercalatum scheint sich die Ziehl-Neelsen-Methode nicht zu eignen. Die Eischalen der untersuchten Schistosomen sind fast alle etwa gleich dick (0,2 - 0,4 µm) und mit Strukturen versehen, die als "Microspines" bezeichnet werden. Diese kleinen Stachel sind bei S. haematobium, S. mansoni und S. japonicum beschrieben (Schnitzer et al., 1971; Sakamoto und Ishii, 1976) und in eigenen Untersuchungen auch bei den übrigen Arten und Formen beobachtet worden. Sie sind prinzipiell gleich strukturiert und somit zur Artunterscheidung nicht geeignet. Eine Ausnahme bildet S. japonicum; erstens erscheint die Eischale dieser Art dicker (0,5 µm), und zweitens finden sich neben kurzen, knopfförmigen Schalenstacheln eine Vielzahl ungewöhnlich langer, fädiger Strukturen, die den Eischa-

len anderer Schistosomen zu fehlen scheinen. Die Funktion der "Microspines" ist unklar; möglicherweise unterstützen sie die Verankerung der Eier im Wirtsgewebe (Schnitzer et al., 1971). Ihre Entstehung ist bisher ebenso ungeklärt. Daß es sich hier um die abgelösten Microvilli des Ootypepithels handelt (Erasmus, 1973) scheint zumindest von der Struktur her unwahrscheinlich. Da die Form der Eischale als Abguß des Ootyps verstanden wird (Gönnert, 1955), könnten die kleinen Stachel auf der Eischale beim Verlassen des Ootyps entstehen, wenn das noch ungehärtete Schalenmaterial aus den Zwischenräumen der Microvilli gezogen wird. Somit ein Entstehungsmodus, wie er für die Filamentbildung an Eiern von Halipegus excentricus angenommen wird (Guildford, 1961). Praeformierte Bruchstellen, an denen sich die Eischale beim Schlüpfvorgang der Miracidien öffnet und wie sie von Kusel (1970 a) vermutet werden, konnten in keinem Fall nachgewiesen werden.

4.2. Cercarienpenetration

Schistosomen-Cercarien dringen aktiv in die Haut ihres Endwirtes (Wirbeltier) ein. Dieser Penetration geht die Fixation voraus, worunter Suchreaktionen und das eigentliche Anheften an einem geeigneten Penetrationsort zu verstehen sind (Haas, 1975, 1976). Treffen die Cercarien auf einen permissiven Wirt, wie in die Labormaus (Mus musculus) für S. mansoni-Cercarien darstellt, beginnt die Entwicklung zum adulten Wurm. In non-permissiven Wirten werden die Schistosomen nicht geschlechtsreif (Knopf und Soliman, 1980). Keinen Einfluß auf die Penetration haben der Mäusestamm, das Gewicht und Geschlecht der Tiere sowie die Betäubung (Christensen et al., 1979). Die Penetrationszeit beträgt nach Stirewalt und Hackey (1956) 3 - 7 Minuten, d. h., die Expositionszeit von 15 Minuten in eigenen Untersuchungen reicht zur Penetration aus. Da die Infektion erfolgreich war, ist ein Einfluß von Enthaarungscreme-Rückständen zu vernachlässigen.

In die Haut eingedrungene Cercarien werden Schistosomula genannt, die sich nach folgenden Kriterien morphologisch von freischwimmenden Cercarien unterscheiden: Schistosomula sind larvale Stadien, die gekennzeichnet sind durch den Verlust des Gabelschwanzes, Entleerung ihrer prae- und postacetabulären Drüsen; sie erfahren eine Oberflächenveränderung, die sich in einer unterschiedlichen Permeabilität und das Ausbleiben der Cercarien-Hüllen-Reaktion (CHR) äußert (Stirewalt et al., 1966; Eveland, 1972).

Die Anfangsphase der Penetration, das Eindringen in das Stratum corneum, ist noch nicht endgültig geklärt. Nach Gordon und Griffiths (1951) reichen schlagende Schwanzbewegungen und Kontraktionen des Cercarienkörpers aus, wogegen nach neueren Untersuchungen eine Beteiligung der postacetabulären Drüsen beim Anheften an der Hauptoberfläche (Stirewalt und Fregeau, 1966) und beim Auflockern der Hornschichtlagen (Stirewalt und Dorsey, 1974) angenommen wird. Auch die praeacetabulären Drüsen lassen die Hornschicht durch mucöse Sekrete schwellen und aufweichen (Robson und Erasmus, 1970) und entleeren sich innerhalb von 30 Minuten (Stirewalt und Kruidenier, 1961). Das Abtrennen des Schwanzes geschieht rein mechanisch, indem er einfach "abgeschüttelt" wird (Gordon und Griffiths, 1951; Howells et al., 1974). Cercarienschwänze, die bei der Penetration angeheftet bleiben, gelten als Ausnahme (Standen, 1953) und wurden auch in eigenen Untersuchungen nicht beobachtet.

Nach 17 Stunden sind die Schistosomula ins Stratum corneum eingedrungen, das sie erst nach einer Verweilzeit von ca. 30 Stunden verlassen. Das Stratum basale scheint eine Barriere darzustellen, an der die Schistosomula in horizontaler Richtung entlangwandern (Clegg und Smithers, 1968). Damit läßt sich das Auftreten von Parasiten in Haarfollikeln und Haarbalgdrüsen - beides sind Epidermisderivate - erklären (Wheater und Wilson, 1979). Die Penetration am Haarschaft entlang dagegen gilt als selten (Gordon und Griffiths, 1951). Eigene

Untersuchungen bestätigen die Angaben zur Dauer der Penetration von Miller und Wilson (1978) und von Wilson und Lawson (1980), wogegen Bruce et al. (1970) schon nach 15 Minuten Schistosomula im Corium beobachtete. Nach eigenen Untersuchungen wird das Corium erst nach Ablauf von 48 Stunden penetriert, in dem die Schistosomula auch noch nach 96 Stunden p. i. zu beobachten sind. Von Standen (1953) wird ein horizontales Wandern im hypodermalen Bindegewebe beschrieben, weil die Faszie der Muskeln ein vertikales Vordringen verhindert. Treffen die Schistosomula dabei auf Blutkapillare, so verlassen sie die Haut über den venösen Teil des Blutkreislaufs.

Während der Wanderung in der Mäusehaut wurde keine signifikante Größenzunahme beobachtet; das Wachstum der Würmer beginnt vermutlich erst nach Erreichen der Leberpfortader (Lawson und Draskau, 1977). Nach eigenen Untersuchungen gibt es keinen Hinweis darauf, daß die Schistosomula auf ihrem Weg Nahrung aufnehmen. Brink et al. (1977) beobachteten einen "Darm-Verschluß", der eine Nahrungsaufnahme durch den Mund unmöglich machen würde. Von Cercarien weiß man, daß sie nicht fressen, sondern von gespeichertem Glykogen leben (Ebrahimzadeh und Kraft, 1969; Lawson und Wilson, 1980).

Die Reaktion des Wirtes auf die Erstinfektion war nach eigenen Beobachtungen als gering zu bewerten. Dies stimmt mit den Untersuchungen von Seitz et al. (1980) überein. Degenerative Erscheinungen in den Epidermiszellen (Bruce et a., 1970) wurden beobachtet. Auch der zellfreie Raum, der Schistosomula im Bindegewebe umgibt, ist vermutlich durch Lysis von Wirtszellen entstanden. Nach 48 Stunden p. i. treten eosinophile Granulocyten in der Nähe der Parasiten auf, ohne direkten Kontakt aufzunehmen. Da diese Granulocyten aber nur dann zu wirken vermögen, wenn sie mit ganzer Zelloberfläche parasitärem Gewebe angeheftet sind (Glauert et al., 1980), vermuten Savage und Lolley (1980) eine Mitwirkung an der Wundheilung. Durch eosinophile Granulocyten hervorgerufene

Schäden an Schistosomula in immunisierten Mäusen wurden von McLaren et al. (1978) beobachtet und führen bei den Parasiten zu Verlusten bis zu 60 % (Clegg und Smithers, 1968).

4.3. Strukturveränderungen des Teguments eingedrungener Cercarien (Schistosomula)

Das Tegument der Schistosomula ist wie das der adulten Schistosomen syncytial und über cytoplasmatische Brücken mit subtegumentalen Parenchymzellen verbunden. Im Syncytium der larvalen Stadien sind ebenfalls Stacheln und zwei Arten vesikulärer Einschlüsse zu beobachten, wie sie auch im Syncytium der Adulten anzutreffen sind. Die Dicke des Schistosomula-Teguments (0,5 µm) ist dagegen deutlich kleiner als die des Syncytiums der adulten Tiere (1,5 - 4 µm). Der für die Cercarien typische "surface coat", der hier "Glycocalyx" genannt und als Ursache für die CHR angenommen wird (Ebrahimzadeh, 1972; Stirewalt, 1974), geht bei der Penetration verloren (Stirewalt, 1963; Kusel, 1970 b). Nach spätestens drei Stunden p. i. ist er nicht mehr nachweisbar (Bruce et al., 1970; McLaren und Hockley, 1976). Die Glycocalyx wird durch einen kurzfristigen Auf- und Abbau von Microvilli durch das Tegument abgegeben, wodurch die charakteristische Permeabilitätsänderung bewirkt wird (Hockley, 1973; McLaren und Hockley, 1976). Stattdessen tritt eine sogenannte "Membranocalyx" auf (Wilson und Barnes, 1977 d, b), die in eigenen Untersuchungen durch die Thiery-Reaktion nachgewiesen wurde. Sie besitzt mit 10 - 20 nm die gleiche Dicke wie der surface coat von Trypanosomen (10 - 15 nm) (Vickerman, 1969), erscheint aber wesentlich dichter. Die Dicke der Cercarienglycocalyx wird dagegen mit 500 nm angegen (Stirewalt, 1974). Während die Glycocalyx granuläre und filamentöse Strukturen enthält, wird die Membranocalyx durch membranöse Anteile gebildet, welche die äußere Zellmembran der Schistosomula überdecken und diese heptalaminar erscheinen lassen (McLaren und Hockley, 1976). Im Syncytium sind es vor allem die Vesikel mit

membranösem Inhalt, die einen deutlichen Silberniederschlag nach Thiery-Behandlung aufweisen und vermutlich für die Bildung der Membranocalyx verantwortlich sind. In der Membranocalyx, die auch bei adulten Schistosomen nachgewiesen wurde (Becker et al., 1980), liegen vermutlich Rezeptor-Stellen für Wirtsantigene, die eine "Maskierung" der Parasiten ermöglichen (Stirewalt, 1974; Imohiosen et al., 1978). Die stabförmigen Vesikel im Tegument scheinen identisch zu sein mit "discs" im Tegument von Cestoden (Morseth, 1966; Morris, 1971). Ihre Funktion ist bisher nicht geklärt. Vesikel mit membranösem Inhalt werden nach eigenen Untersuchungen auch von den "Kopfdrüsen" der Schistosomula abgegeben (Ebrahimzadeh, 1970). Ihre Funktion liegt vermutlich in der Reparatur bzw. Erneuerung der Oberflächenmembran, die gerade im oralen Bereich starken Abnutzungserscheinungen unterliegt (Stirewalt, 1974).

Die Stachel im Tegument der Schistosomula sind nach Stirewalt (1974) während der gesamten Penetrationsdauer vorhanden. Eigene Untersuchungen zeigen in Übereinstimmung mit Samuelson et al. (1980) einen nach 24 Std. p. i. beginnenden Stachelverlust. Lediglich im vorderen Bereich der Schistosomula waren auch noch nach 96 Stunden anzutreffen. Möglicherweise bleiben sie als Saugnapfstachel im adulten Wurm erhalten. Mit einer Länge von 1,5 µm entsprechen sie den Stacheln des Mundsaugnapfes von adulten S. mansoni, deren Länge Miller et al. (1972) mit 1 - 2 µm angibt. Die Tegumentstachel von S. mansoni sind dagegen nach eigenen Beobachtungen doppelt so groß (ca. 3 µm) und treten wie die Tegumentwarzen erst nach der Kopula der Adulten auf (Voge et al., 1978 c). Die Tatsache, daß diese Tegumentstrukturen keine Modifikationen larvaler Strukturen sind, sondern charakteristische Ausbildungen der adulten Tiere, läßt ihre Bedeutung für die Artunterscheidung hervortreten.

4.4. Versuch einer Einordnung senegalesischer Schistosoma-Formen ins bestehende System

Untersuchungen über Schistosomen in Senegal (Westafrika) sind rar, und ihr taxonomischer Status ist unsicher. Nachgewiesen sind Infektion des Menschen mit S. haematobium (Gaud, 1961) und S. curassoni (Gretillat, 1964), wobei anzumerken ist, daß S. curassoni nach Angaben des Erstbeschreibers (Brumpt, 1931) große Ähnlichkeit mit S. mattheei hat und heute als synonym mit S. mattheei gilt (Pitchford, 1965). Von Gretillat (1969) und Vassiliades (1974) wurden Infektionen von Haus- und Wildtieren im Senegal durch nicht bestimmte Schistosoma-Arten (S. spec.) beschrieben.

Die in vorliegender Arbeit untersuchten Schistosoma-Formen aus Rindern und Schafen werden durch folgenden Bestimmungsschlüssel definierten Arten zugeordnet. Der Schlüssel nimmt nur auf solche Merkmale Rücksicht, die sich nach eigenen Untersuchungen als weitgehend artkonstant erwiesen haben.

1.	Die Eier besitzen einen Seitenstachel.	2
1'.	Die Eier besitzen einen Endstachel.	3
2.	Das Ovar befindet sich vor der Körpermitte.	S. mansoni
2'.	Das Ovar befindet sich hinter der Körpermitte.	S. japonicum
3.	Das dorsale Tegument der Männchen bildet Dornen aus.	4
3'.	Das dorsale Tegument der Männchen bildet keine Dornen aus.	S. bovis-S. matthe Komplex
4.	Die Tegumentdornen sind gleichmäßig über die Warzen verteilt und treten auch zwischen diesen auf.	S. haematobium
4'.	Die Tegumentwarzen besitzen einen dornenfreien apikalen Pol.	S. intercalatum

S. bovis und S. mattheei sind aufgrund ihrer Morphologie nicht eindeutig voneinander zu unterscheiden. Die untersuchten Individuen beider Species zeichnen sich zwar durch unterschiedliche Ovar-Formen aus (S. bovis - spiralig, S. mattheei - zylindrisch); diese sind aber wegen der vermutlich altersbedingten Formänderung des Ovariums nicht als Kriterium zur Artunterscheidung zu verwenden. Ein "typisches" S. mattheei-Ei ähnelt mehr den von S. haematobium produzierten tropfenförmigen Eiern und unterscheidet sich somit deutlich von einem "typischen" S. bovis-Ei mit ausgeprägt spindelförmigem Umriß. Die nachgewiesene Varianz in der Eiform läßt aber auch dieses Merkmal als unsicher erscheinen. So gibt van den Berghe (1937) S. mattheei als Varietät von S. bovis an (S. bovis var. mattheei).

Sämtliche untersuchten Schistosomen-formen aus dem Senegal besitzen Endstachel-Eier, so daß sie auf keinen Fall als S. mansoni oder S. japonicum identifiziert werden können. Die beiden nebeneinander in Rindern auftretenden Formen sind durch ihre Tegumentstrukturen deutlich unterscheidbar. Während die Form mit Tegumentstacheln sehr große Ähnlichkeit mit S. intercalatum hat, ist die zweite Form ohne Stacheln im dorsalen Tegument in den S. bovis-S. mattheei-Komplex einzuordnen. Gleiches gilt für zwei Schistosomen-Formen aus Schafen; eine ist wahrscheinlich identisch mit S. intercalatum, während die andere als S. bovis oder S. mattheei zu bezeichnen ist. Nach Merkmalen aus eigenen Untersuchungen ist die dritte Form aus Schafen als S. haematobium anzusprechen. Das Auftreten von S. bovis bzw. S. mattheei in Rindern und Schafen im Senegal verwundert nicht, weil beide Arten als haustierpathogen bekannt sind. S. haematobium dagegen wird allgemein als Erreger der Blasenbilharziose des Menschen genannt, wird aber auch in anderen Primaten mit Schistosomiasis vom Darm-Typus beschrieben (Amberson und Schwarz, 1953). Entgegen anderslautenden Vermutungen (Gaud, 1961) ist die Endwirtsspezifität nicht sehr groß. Dies gilt für die meisten Schistosomen, wie Pitchford (1977) zeigt. Aus diesem

Grund ist das Auftreten von S. intercalatum in Haustieren nicht ausgeschlossen. Diese Art galt bisher als rein humanpathogene Form, die in den Venen der Darmmesenterien lebt. Nachdem es Frandsen et al. (1978) gelungen ist, Schafe künstlich mit S. intercalatum zu infizieren, sollten Haustiere auch als natürliche Endwirte in Frage kommen. Davon abgesehen, bleibt die Frage offen, ob S. intercalatum eine eigene Spezies ist (Wright et al., 1971) oder eine Subspezies von S. haematobium (van den Berghe, 1937) oder sogar synonym mit S. haematobium wie S. capense (Webbe und James, 1971) oder vielleicht ein Hybridisationsprodukt (Pitchford, 1965). Eine befriedigende Lösung ist weder durch Untersuchungen zur Körpermorphologie, der Gestalt der Eier noch durch elektrophoretische Studien (Frandsen, 1978) gelungen. Hinzu kommt ein großes Durcheinander in der Taxonomie der Zwischenwirte (Schwetz, 1955), die bis heute nicht überarbeitet ist. So sollte man vielleicht den Vorschlägen von Amberson und Schwarz (1953) und Webbe und James (1971) folgen und alle Schistosomen-Formen, die Endstachel-Eier produzieren, als Subspezies von S. haematobium betrachten und Unterscheidungen nur nach der geographischen Herkunft machen. Eine gründliche Revision sollte rechtzeitig angestrengt werden, bevor auch bei den Schistosomen mit Seitenstachel-Eiern eine Fülle von neuen Arten beschrieben wird, so wie es sich jetzt schon mit S. mekongi abzuzeichnen beginnt, die aufgrund nicht eindeutiger morphologischer Merkmale als eigene Art von S. japonicum abgetrennt wird (Voge et al., 1978 b).

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde mit licht- und elektronenmikroskopischen Methoden untersucht:

1.
Die Morphologie von sechs sogenannten definierten Schistosomen-Arten (S. bovis, S. mattheei, S. haematobium, S. intercalatum, S. mansoni und S. japonicum) aus verschiedenen Ursprungsgebieten in Afrika und Asien.

2.
Die Morphologie von fünf nicht bestimmten Schistosomen-Formen aus dem Senegal, um eine Eingliederung in das bestehende Infektionsschema ermöglichen zu können.

3.
Die Struktur eingedrungener S. mansoni-Cercarien (sogenannten Schistosomula) nach experimenteller Infektion von Labormäusen (bis 96 Stunden p.i.), im Hinblick auf ihre morphologische Anpassung an den Wirt.

Dabei wurde festgestellt, daß folgende, bisher als Artmerkmale geltenden Unterscheidungskriterien in Wirklichkeit variabel sind und sich daher nicht zur Artunterscheidung eignen:

1. Größe der Würmer,
2. Hodenzahl,
3. Saugnapfgröße,
4. Verhältnis von Uterus- zu Körperbreite,
5. Ovarform,
6. Größe und Form der Eier.

Als konstante Merkmale erwiesen sich dagegen:

1. Ansatzstelle des Eistachels,
2. Färbbarkeit der Eischale nach der Ziehl-Neelsen-Methode,
3. Lage des Ovariums und die sich daraus ergebende Länge des "Caecums" sowie die Größe des Vitellariums (Dotterstock),
4. Oberflächenstrukturen des Teguments männlicher Schistosomen.

Prinzipiell ließen sich somit zwei Gruppen von Schistosomen eindeutig unterscheiden:

1.
Schistosomen mit Seitenstacheleiern und positiver Reaktion der Eischale. Diese lassen sich untereinander nach der Lage des Ovariums klassifizieren.

2.
Schistosomen mit Endstacheleiern und negativer Reaktion der Eischale. Diese können nach charakteristischen Oberflächenstrukturen des Teguments männlicher Schistosomen unterschieden werden.

Diesen Merkmalen entsprechend wären die Schistosomen-Formen aus dem Senegal als

- S. intercalatum (Rind und Schaf)
- S. haematobium (Schaf)
- S. bovis oder S. mattheei (Rind und Schaf)

anzusprechen.

Da das Tegument von S. bovis sehr stark dem von S. mattheei gleicht, ist eine Unterscheidung der beiden Arten nicht möglich. Aus der Feinstruktur der inneren Organe wie Ovarium, Uterus, Vitellarium, Arm etc. lassen sich keine Artmerkmale ableiten.

Was das Tegument betrifft, so traten bei larvalen Formen noch keine, bei adulten jedoch zumindest z. T. faßbare Merkmale auf. So sind die Oberflächenstrukturen (Warzen und Dornen) Neubildungen der geschlechtsreifen Parasiten. Die Dornen im Tegument der Schistosomula werden im Laufe der Entwicklung reduziert. Lediglich im Bereich der Saugnäpfe bleiben sie erhalten und sind in dieser Form noch bei adulten Tieren anzutreffen.

Der Wert fester morphologischer Merkmale liegt für den Taxonomen heute in ihrer Verwendung für diagnostische Zwecke. Die vorliegende Arbeit zeigt jedoch, daß die untersuchten Schistosomen aufgrund morphologischer Kriterien nur schwer oder z. T. gar nicht zu unterscheiden sind.

6. Literaturverzeichnis

Amberson, J. M., Schwarz, E. (1953)
Communications on african schistosomiasis.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 47 (6), 451 - 502

Asch, H. L., Read, C. P. (1975)
Membrane transport in Schistosoma mansoni: transport of amino acids by adult males.
Exp. Parasitol. 38, 123 - 135

Becker, B., Mehlhorn, H., Andrews, P., Thomas, H., Eckert, J. (1980)
Light and electron microscopic studies on the effect of Praziquantel on Schistosoma mansoni, Dicrocoelium dendriticum and Fasciola hepatica (Trematoda) in vitro.
Z. Parasitenkd. 63, 113 - 128

Bilharz, T. (1852)
Ein Beitrag zur Helminthographia/humana nebst Bemerkungen von Prof. C. Th. von Siebold.
Z. wiss. Zool. 4, 53

Bogitsh, B. J. (1970)
Observations on the cytochemistry of the Mehlis' gland cells of Haematoloechus medioplexus.
J. Parasitol. 56 (6), 1084 - 1094

Brink, L. H., McLaren, D. J., Smithers, S. R. (1977)
Schistosoma mansoni: a comparative study of artificially transformed schistosomula and schistosomula recovered after cercarial penetration of isolated skin.
Parasitology 74, 73 - 86

Bruce, J. I., Pezzlo, F., McCarty, J. E., Yajima, Y. (1970)
Migration of host tissue and integument of migrating larva following cercarial penetration.

Brumpt, E. (1931)
Description de deux Bilharzies de Mammiféres Africains, Schistosoma curassoni sp. INQUIR. et Schistosoma rodhaini N.S.P.
Ann. Par. hum. com. 9 (1), 325 - 338

Burton, P. R. (1967)
A histochemical study of vitelline cells, egg capsules, and Mehlis' gland in the frog lung-fluke Haematoloechus medioplexus.
J. Exp. Zool. 154, 247 - 258

Burton, P. R. (1972)
Fine structure of the reproductive system of a frog lung-fluke. III. The spermatozoon and its differentiation.
J. Parasitol. 58 (1), 68 - 83

Christensen, N. Ø., Frandsen, F., Nansen, P. (1979)
The effect of some environmental conditions and final-host- and parasite-related factors on the penetration of Schistosoma mansoni cercariae into mice.
Z. Parasitenkd. 59, 267 - 275

Clegg, J. A., Smithers, S. R. (1968)
Death of schistosome cercariae during penetration of the skin II. Penetration of mammalian skin by Schistosoma mansoni.
Parasitology 58, 111 - 128

Coil, W. H. (1965)
Observations on eggshell formation in Hydrophitrema gigantica SANDARS, 1960 (Hemiuridae: Digenea).
Z. Parasitenkd. 25, 510 - 517

Ebrahimzadeh, A. (1960)
Histologische Untersuchungen über den Feinbau bei digenen Trematoden.
Z. Parasitenkd. 27, 127 - 168

Ebrahimzadeh, A., Kraft, M. (1969)
Ultrastrukturelle Untersuchungen zur Anatomie der Cercarien von Schistosoma mansoni I. Der Verdauungskanal.
Z. Parasitenkd. 32, 157 - 175

Ebrahimzadeh, A. (1970)
Beiträge zur Entwicklung, Histologie und Histochemie des Drüsensystems der Cercarien von Schistosoma mansoni Sambon.
Z. Parasitenkd. 34, 319 - 342

Ebrahimzadeh, A. (1972)
Versuch einer elektronenmikroskopischen Analyse der Ergebnisse der Cercarienhüllenreaktion am Beispiel von Schistosoma mansoni.
Z. Parasitenkd. 40, 69 - 74

El-Assal, F. M. A. (1981)
Comparative biological and biochemical studies on the egyptian human blood flukes Schistosoma mansoni and S. haematobium and a rodent strain of S. mansoni.
A thesis for the award of the Doctor of Philosophy, Department of Zoology, Faculty of Science, University of Cairo

Erasmus, D. A. (1973)
A comparative study of the reproductive system of mature, immature and 'unisexual' female Schistosoma mansoni.
Parasitology 67, 165 - 183

Erasmus, D. A. (1975)
Schistosoma mansoni: development of the vitelline cell, its role in drug sequestration, and changes induced by Astiban.
Exp. Parasitol. 38, 240 - 256

Erasmus, D. A. (1977)
The host-parasite interface of trematodes.
Adv. Parasitol. 15, 201 - 242

Erasmus D. A., Davies, T. W. (1979)
Schistosoma mansoni and S. haematobium: calcium metabolism of the vitelline cell.
Exp. Parasitol. 47, 91 - 106

Eveland, L. K. (1972)
Schistosoma mansoni: conversion of cercariae to schistosomula.
Exp. Parasitol. 32, 261 - 264

Fehrenbacher, L. (1982)
Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Morphologie der humanpathogenen Opisthorchis-Arten im Vergleich zu Dicrocoelium dendriticum (Trematoda).
Diplomarbeit, Institut für Zoologie II, Universität Düsseldorf

Flu, P. C. (1912)
Beiträge zur Lösung der Frage, ob Schistosomum Mansoni identisch ist mit Schistosomum haematobium.
Zentralb. Bakteriol. Org. 61, 359 - 403

Frandsen, F. (1978)
Hybridization between different strains of Schistosoma intercalatum Fisher, 1934 from Cameroun and Zaire.
J. Helminth. 52, 11 - 22

Frandsen, F., Monrad, J., Christensen, N. Ø.,
Nansen, P. (1978)
Sheep as a potential reservoir host for Schistosoma intercalatum.
J. Parasitol. 64 (6), 1136

Fujino, T., Ishii, Y. (1979)
Comparative ultrastructural topography of the gut epithelia of some trematodes.
Int. J. Parasitol. 9, 435 - 448

Gaud, J. (1961)
La bilharziose à l'Ile Maurice.
Bull. WHO 25, 447 - 458

Glauert, A. M., Oliver, C., Thorne, K. J. K. (1980)
The interaction of human eosinophils and neutrophils with non-phagocytosable surfaces: a model for studying cell-mediated immunity in schistosomiasis.
Parasitology 80, 525 - 537

Gönnert, R. (1949)
Über rudimentäre weibliche Geschlechtsorgane bei Bilharzia mansoni-Männchen.
Z. Tropenmed. 1, 272 - 279

Gönnert, R. (1955)
Schistosomiasis-Studien I. Beiträge zur Anatomie und Histologie von Schistosoma mansoni.
Tropenmed. Parasitol. 6, 18 - 33

Gönnert, R. (1962)
Histologische Untersuchungen über den Feinbau der Eibildungsstätte (Oogenotop) von Fasciola hepatica.
Z. Parasitenkd. 21, 475 - 492

Goldschmidt, R. (1909)
I. Wissenschaftliche Mitteilungen 1. Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden.
Zool. Anz. 34, 481 - 498

Gordon, R. M., Griffiths, R. B. (1951)
Observation on the means by which the cercariae of Schistosoma mansoni penetrate mammalian skin, together with an account of certain morphological changes observed in the newly penetrated larvae.
Ann. Trop. Med. Parasitol. 45, 227 - 243

Gresson, R. A. R., Perry, M. M. (1961)
Electron microscope studies of spermateleosis in Fasciola hepatica L.
Ex. C. R. 22, 1 - 8

Gretillat, S. (1964)
Différences morphologiques entre Schistosoma bovis (souche de Karthoum) et Schistosoma curassoni (souche de Mauritanie).
Rev. Elev. Med. vét. Pays trop. 17, 429 - 432

Gretillat, S. (1969)
Le phacochire (Phacocoerus aethiopicus) hote de Schistosoma sp..
Bull. Soc. Pathol. Exot. 62, 1090 - 1095

Guildford, L. F. (1961)
Gametogenesis, egg-capsule formation, and early miracidal development in the digenetic trematode Halipegus excentricus THOMAS.
J. Parasitol. 47, 757 - 764

Haas, W. (1975)
Einfluß von CO_2 auf das Fixationsverhalten der Cercarie von Diplostomum spathaceum (Trematoda).
Z. Parasitenkd. 46, 53 - 60

Haas, W. (1976)
Die Anheftung (Fixation) der Cercarie von Schistosoma mansoni Einfluß natürlicher Substrate und der Temperatur
Z. Parasitenkd. 49, 63 - 72

Hanna, R. E. B. (1975)
Fasciola hepatica: an electron microscope autoradiographic study of protein synthesis and secretion by gut cells in tissue slices.
Exp. Parasitol. 38, 167 - 180

Hanna, R. E. B. (1976)
Fasciola hepatica: a light and electron autoradiographic study of shell protein and glycogen synthesis by vitelline follicles in tissue slices.
Exp. Parasitol. 39, 18 - 28

Hendelberg, J. (1962)
Paired flagella and nucleus migration in the spermiogenesis of Dicrocoelium and Fasciola (Digenea, Trematoda).
Zool. bidr. Uppsala 35, 569 - 587

Hockley, D. J. (1973)
Ultrastructure of the tegument of Schistosoma.
Adv. Parasitol. 11, 233 - 305

Hockley, D. J., McLaren, D. J. (1977)
Scanning electron microcopy of eight species of Schistosoma.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 71, 292

Howells, R. E., Ramalho-Pinto, F. J., Gazzinelli, G., de Oliveira, C. C., Figueiredo, E. A., Pellegrino, J. (1974)
Schistosoma mansoni: mechanism of cercarial tail loss and its significance to host penetration.
Exp. Parasitol. 36, 373 - 385

Hunger, B. (1981)
Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei Bandwürmern der Gattung Hymenolepis.
Schriftliche Hausarbeit zur 1. Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien, Institut für Zoologie II, Universität Düsseldorf

Imohiosen, E. A. E., Sher, A., von Lichtenberg, F. (1978)
Early development changes of the schistosomula of Schistosoma mansoni in vitro and in mouse lung.
Parasitology 76, 317 - 326

Inatomi, S., Tongu, Y., Sakamoto, D., Suguri S., Itano, K., (1969)
The ultrastructure of helminth 3) the body wall of Schistosoma japonicum.
Jap. J. Parasitol. 18, 174 - 181

Irwin, S. W. B., Threadgold, L. T. (1970)
Electron microscope studies on Fasciola hepatica VIII. The development of the vitelline cells.
Exp. Parasitol. 28, 399 - 411

Isserhoff, H., Read, C. P. (1969)
Studies on membrane transport. VI. Absorption of amino acids by fascioliid trematodes.
Comp. Biochem. Physiol. 30, 1153 - 1159

James, C., Webbe, G. (1975)
A comparison of sudanese and South Africa strains of Schistosoma haematobium.
J. Helminth. 49, 191 - 187

Kaymer, U. (1981)
Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Eientwicklung von Schistosoma mansoni (Trematodes). Schriftliche Hausarbeit zur 1. Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien, Institut für Zoologie II, Universität Düsseldorf

Khalil, M. (1824)
On the morphology of Schistosoma bovis.
J. Helminth. 2 (2), 81 - 86

Kitajima, E. W., Paraense, W. L., Correa, L. R. (1976)
The fine structure of Schistosoma mansoni sperm (Trematoda: Digenea).
J. Parasitol. 62 (2), 215 - 221

Knopf, P. M., Soliman, M. (1980)
Effects of host endocrine gland removal on the permissive status of laboratory rodents to infection by Schistosoma mansoni.
Int. J. Parasitol. 10, 197 - 204

Kusel, J. R. (1970)
Studies on the structure and hatching of the eggs of Schistosoma mansoni.
Parasitology 60, 79 - 88

Kusel, J. R. (1970)
Studies on the surfaces of cercariae and schistosomula of Schistosoma mansoni.
Parasitology 61, 127 - 134

Kuntz, E. R., Tulloch, G. S., Davidson, D. L., Huang, T. (1976)
Scanning electron microscopy of the integumental surfaces of Schistosoma haematobium.
J. Parasitology 62 (1), 63 - 69

Kuntz, R. E., Tulloch, G. S., Huang, T., Davidson, D. L. (1977)
Scanning electron microscopy of integumental surfaces of Schistosoma intercalatum.
J. Parasitol. 63 (3), 401 - 406

Kuntz, R. E., Davidson, D. L., Huang, T., Tulloch, G. S. (1979)
Scanning electron microscopy of the integumental surface of Schistosoma bovis.
J. Helminth. 53, 131 - 132

Lawson, R., Draskau, T. (1977)
The development of the schistosomulum of Schistosoma mansoni during its migration in the mammalian host.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 71, 289

Lawson, J. R., Wilson, R. A. (1980)
The survival of the cercariae of Schistosoma mansoni in relation to water temperature and glycogen utilization.
Parasitology 81, 337 - 348

Lichtenberg, F., Lichtenberg, M. (1954)
An alcohol-acid-fast substance in eggs of Schistosoma mansoni.
Am. J. Trop. Med. Hyg. 31, 1066 - 1076

Löser, E. (1965 a)
Der Feinbau des Oogenotop bei Cestoden.
Z. Parasitenkd. 25, 413 - 458

Löser, E. (1965 b)
Die Eibildung bei Cestoden.
Z. Parasitenkd. 25, 556 - 580

Löser, E. (1965 c)
Die postembryonale Entwicklung des Oogenotop bei Cestoden.
Z. Parasitenkd. 25, 581 - 596

Looss, A. (1908)
What is 'Schistosomum Mansoni' Sambon 1907.
Ann. Trop. Med. Parasitol. 2, 153 - 191

Manson-Bahr, P., Fairley, N. H. (1920)
Observations on Bilharziasis amongst the egyptian expeditionary force.
Parasitology 12 (1), 33 - 71

McLaren, D. J., Hockley, D. J. (1976)
Schistosoma mansoni: the occurence of microvilli on the surface of the integument during transformation from cercaria to schistosomulum.
Parasitology 73, 169 - 187

McLaren, D. J., Hockley, D. J. (1977)
Blood flukes have a double outer membrane.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 71, 292

McLaren, D. J., Ramalho-Pinto, F. J., Smithers, S. R. (1978)
Ultrastructural evidence for complement and antibody-dependent damage to schistosomula of Schistosoma mansoni by rat eosinophils in vitro.
Parasitology 77, 313 - 324

Miller jr., F. H., Tulloch, G. S., Kuntz, R. E. (1972)
Scanning electron microscopy of integumental surface of Schistosoma mansoni.
J. Parasitol. 58 (4), 693 - 698

Miller, P., Wilson, R. A. (1978)
Migration of the schistosomula of Schistosoma mansoni from skin to lungs.
Parasitology 77, 281 - 302

Morris, G. P., Threadgold, L. T. (1968)
Ultrastructure of the integument of adult Schistosoma mansoni.
J. Parasitol. 54 (1), 15 - 27

Morris, G. P. (1971)
The fine structure of the tegument and associated structures of the cercaria of Schistosoma mansoni.
Z. Parasitenkd. 36, 15 - 31

Morseth, D. J. (1966)
The fine structure of the tegument of adult Echinococcus granulosus, Taenia hydatigena, and Taenia pisiformis.
J. Parasitol. 52 (6), 1074 - 1085

Morseth, D. J. (1969)
Spermtail fine structure of Echinococcus granulosus and Dicrocoelium dendriticum.
Exp. Parasitol. 24, 47 - 53

Moss, G. D. (1970)
The excretory metabolism of the endoparasitic digenean Fasciola hepatica and its relationship to its respiratory metabolism.
Parasitology 60, 1 - 19

Muller, R. L., Taylor, M. G. (1972)
On the use of the Ziehl-Neelsen technique for specific identification of schistosome eggs.
J. Helminth. 46 (2), 139 - 142

Nieland, M. L., von Brand, T. (1969)
Electron microscopy of cestode calcareous corpuscle formation.
Exp. Parasitol. 24, 279 - 289

Ogbe, M. G. (1982)
Scanning electron microscopy of tegumental surfaces of adult and developing Schistosoma margrebowiei Le Roux, 1933.
Int. J. Parasitol. 12 (2/3), 191 - 198

Pearse, A. G. E. (1972)
Histochemistry theoretical and applied.
Churchill Livingstone, Vol. 2, 1385, London

Piekarski, G. (1954)
Lehrbuch der Parasitologie.
Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg

Pitchford, R. J. (1965)
Differences in the egg morphology and certain biological characteristics of some african and middle eastern schistosomes, genus Schistosoma with terminal spined eggs.
Bull. WHO 32, 105 - 120

Pitchford, R. J. (1977)
A check list of definitive hosts exhibiting evidence of the genus Schistosoma Weinland, 1858 acquired naturally in Africa and the Middle East.
J. Helminth. 51, 229 - 252

Rees, F. G. (1979)
The ultrastructure of the spermatozoon and spermiogenesis in Cryptocotyle lingua (Digenea, Heterophydidae).
Int. J. Parasitol. 9, 405 - 419

Reissig, M. (1970)
Characterization of cell types in the parenchyma of Schistosoma mansoni.
Parasitology 60, 273 - 279

Reynolds, E. S. (1963)
The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy.
J. Cell. Biol. 17, 208 - 212

Robinson, G., Threadgold, L. T. (1975)
Electron microscope studies of Fasciola hepatica.
XII. The fine structure of the gastrodermis.
Exp. Parasitol. 37, 20 - 36

Robson, R. T., Erasmus, D. A. (1970)
The ultrastructure, base on stereoscan observations, of the oral sucker of the cercaria of Schistosoma mansoni with special reference to penetration.
Z. Parasitenkd. 35, 76 - 86

Rousset, J. J., Houin, R., Buttner, A. (1962)
Acido-alcoolo-résistance de divers oeufs de Schistosomes Modification de la technique de Brygoo, Capron et Randriamalala.
Ann. Parasitol. Hum. Comp. 37, 866 - 869

Rowland, H. A. K., Webbe, G. (1971)
Schistosomiasis.
Prac. 207, 186 - 190

Sakamoto, K., Ishii, Y. (1976)
Fine structure of schistosome eggs as seen through the scanning electron microscope.
Am. J. Trop. Med. Hyg. 25 (6), 841 - 844

Sakamoto, K., Ishii, Y. (1977)
Scanning electron microscope observations on adult Schistosoma japonicum.
J. Parasitol. 63 (3), 407 - 412

Samuelson, J. C., Caulfield, J. P., David, J. R. (1980)
Schistosoma mansoni: post-transformational surface changes in schistosomula grown in vitro and in mice.
Exp. Parasitol. 50, 369 - 383

Saoud, M. F. A. (1966)
On the intra-specific variations of the male sexual glands of Schistosoma mansoni.
J. Helminth. 40 (3/4), 385 - 394

Savage, A. M., Colley, D. G. (1980)
The eosinophil in the inflammatory response to cercarial challenge of sensitized and chronically infected CBA/J mice.
Am. J. Trop. Med. Hyg. 29 (6), 1268 - 1278

Schnitzer, B., Sodeman, T., Sodeman, W. A., Durkee, J. T. (1971)
Microspines on Schistosoma japonicum and S. haematobium egg shells.
Parasitology 62, 385 - 387

Schwetz, J. (1951)
A comparative morphological and biological study of Schistosoma haematobium, S. bovis, S. intercalatum Fisher, 1934, S. mansoni and S. rodhaini Brumpt, 1931.
Ann. Trop. Med. Parasitol. 45, 93 - 98

Schwetz, J. (1955)
On african schistosomiasis.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 49 (5), 435 - 436

Seitz, H. M., Cottrell, B., Sturrock, R. S. (1980)
The penetration of Schistosoma mansoni cercariae, a histological study on baboon skin.
Zentralb. Bakteriol. Org. 267, 305

Silk, M. H., Spence, I. M., Gear, J. H. S. (1969)
Ultrastructural studies of the blood fluke - Schistosoma mansoni. I. The integument.
S. Afr. J. med. Sci. 34, 1 - 10

Silk, M. H., Spence, I. M., Buch, B. (1970)
Observations of Schistosoma mansoni blood flukes in the scanning electron microscope.
S. Afr. J. med. Sci. 35, 23 - 29

Smyth, J. D., Clegg, J. A. (1959)
Parasitological reviews section. Egg-shell formation in trematodes and cestodes.
Exp. Parasitol. 8, 286 - 323

Sodeman, T. M., Sodeman, W. A. jr., Schnitzer, B. (1972)
Lamellar structures in the gut of Schistosoma haematobium
Ann. Trop. Med. Parasitol. 66, 475 - 478

Southgate, V. R., van Wijk, H. B., Wright, C. A. (1976)
Schistosomiasis at Loum, Cameroun; Schistosoma haematobium, S. intercalatum, and their natural hybrid.
Z. Parasitenkd. 49, 145 - 159

Southgate, V. R., Ross, G. C., Knowles, R. J. (1981)
On Schistosoma leiperi Le Roux, 1955: scanning electron microscopy of adult worms, compatibility with species of Bulinus, development in Mesocricetus auratus, and isoenzymes.
Z. Parasitenkd. 66, 63 - 81

Spence, I. M., Silk, M. H. (1970)
Ultrastructural studies of the blood fluke - Schistosoma mansoni IV. The digestive system.
S. Afr. J. med. Sci. 35, 93 - 112

Spence, I. M., Silk, M. H. (1971 a)
Ultrastructural studies of the blood fluke - Schistosoma mansoni V. The female reproductive system - a preliminary report.
S. Afr. J. med. Sci. 36, 41 - 50

Spence, I. M., Silk, M. H. (1971 b)
Ultrastructural studies of the blood fluke - Schistosoma mansoni VI. The Mehlis gland.
S. Afr. J. med. Sci. 36, 69 - 76

Standen, O. D. (1953)
The penetration of the cercariae of Schistosoma mansoni into the skin and lymphatics of the mouse.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 47 (4), 292 - 298

Stirewalt, M. A., Hackey, J. R. (1956)
Penetration of host skin by cercariae of Schistosoma mansoni. I. Observed entry into skin of mouse, hamster, rat, monkey, and man.
J. Parasitol. 42, 565 - 580

Stirewalt, M. A., Kruidenier, F. J. (1961)
Activity of the acetabular secretory apparatus of cercariae of Schistosoma mansoni under experimental conditions.
Exp. Parasitol. 11, 191 - 211

Stirewalt, M. A. (1963)
Cercaria vs. schistosomule (Schistosoma mansoni): absence of the pericercarial envelope in vivo and the early physiological and histological metamorphosis of the parasite.
Exp. Parasitol. 13, 395 - 406

Stirewalt, M. A., Fregeau, W. A. (1966)
An invasive enzyme system present in cercariae but absent in schistosomules of Schistosoma mansoni.
Exp. Parasitol. 19, 206 - 215

Stirewalt, M. A., Minnick, D. R., Fregeau, W. A. (1966)
Definition and collection in quantity of schistosomules of Schistosoma mansoni.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 60 (3), 352 - 360

Stirewalt, M. A. (1974)
Schistosoma mansoni: cercaria to schistosomule.
Adv. Parasitol. 12, 115 - 182

Stirewalt, M. A., Dorsey, C. H. (1974)
Schistosoma mansoni: cercarial penetration of host epidermis at the ultrastructural level.
Exp. Parasitol. 35, 1 - 15

Tacke, H. L. (1980)
Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an larvalen Entwicklungsstadien von Echinococcus granulosus und E. multilocularis.
Diplomarbeit, Institut für Zoologie II, Universität Düsseldorf

Thiery, J. P. (1967)
Mise en évidence des polysaccarides sur coupes fines en microscopie electronique.
J. Microsc. 6, 987 - 1018

Thorsell, W., Björkman, N. (1965)
On the fine structure of the Mehlis' gland cells in the liver fluke, Fasciola hepatica.
Z. Parasitenkd. 26, 63 - 70

Threadgold, L. T., Irwin, S. W. B. (1970)
Electron microscope studies of Fasciola hepatica IX.
The fine structure of Mehlis' gland.
Z. Parasitenkd. 35, 16 - 30

Tulloch, G. S., Kuntz, R. E., Davidson, D. L.,
Huang. T. (1977)
Scanning electron microscopy of the integument of
Schistosoma mattheei Veglia and Le Roux, 1929.
Trans. Am. Microsc. Soc. 96, 41 - 47

Ubelaker, J. E. (1980)
Biology of the tape worm Hymenolepis diminuta.
ed. H. P. Arai, Academic Press, New York

van den Berghe, L. (1937)
A morphological study of bovine schistosomes.
J. Helminth. 15, 125 - 132

Vassiliades, G. (1974)
The helminthic infestations among cattle in the Senegal
river basin.
Bull. ep. Dis. Afr. 22, 69 - 74

Vickerman, K. (1969)
On the surface coat and flagellar adhesion in trypano-
somes.
J. Cell Sci. 5, 163 - 193

Voge, M., Price, Z., Jansma, W. B. (1978 a)
Observations on the surface of different strains of
adult Schistosoma japonicum.
J. Parasitol. 64 (1), 368 - 372

Voge, M., Bruckner, D. A., Bruce, J. I. (1978 b)
Schistosoma mekongi sp. n. from man and animals, compar-
red with four geographic strains of Schistosoma japonicum
J. Parasitol. 64 (4), 577 - 584

Voge, M., Price, Z., Bruckner, D. A. (1978 c)
Changes in tegumental surface during development of
Schistosoma mansoni.
J. Parasitol. 64 (4), 585 - 592

Voge, M., Price, Z., Bruckner, D. A. (1978 d)
Changes in tegumental surface of Schistosoma mekongi
Voge, Bruckner, and Bruce 1978, in the mammilian host
J. Parasitol. 64 (5), 944 - 947

Voge, M., Mansour, N. S. (1980)
An unusual structural feature of the egyptian strain
of Schistosoma mansoni.
J. Parasitol. 66 (5), 862 - 863

Webbe, G., James, C. (1971)
Infra-specific variations of Schistosoma haematobium.
J. Helminth. 45 (4), 403 - 413

Wheater, P. R., Wilson, R. A. (1976)
The integument of Schistosoma mansoni: a histochemical
investigation.
Parasitology 72, 99 - 109

Wheater, P. R., Wilson, R. A. (1979)
Schistosoma mansoni: a histological study of migration
in the laboratory mouse.
Parasitology 79, 49 - 62

Wilson, R. A., Barnes, P. E. (1974)
The tegument of Schistosoma mansoni: observations on the formation, structure, and composition of cytoplasmatic inclusions in relation to tegument function.
Parasitology 68, 239 - 258

Wilson, R. A., Barnes, P. E. (1974 b)
An in vitro investigation of dynamic processes occuring in the schistosome integument, using compounds known to disrupt secretory processes.
Parasitology 68, 259 - 270

Wilson, R. A., Barnes, P. E. (1977 a)
The formation and turnover of the membranocalyx on the tegument of Schistosoma mansoni.
Parasitology 74, 61 - 71

Wilson, R. A., Barnes, P. E. (1977 b)
Current ideas on the schistosome surface.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 71, 289 - 290

Wilson, R. A., Barnes, P. E. (1979)
Synthesis of macromolecules by the epithelial surfaces of Schistosoma mansoni: an autoradiographic study.
Parasitology 78, 295 - 310

Wilson, R. A., Lawson, J. R. (1980)
An examination of the skinphase of schistosome migration using a hamster cheek pouch preparation.
Parasitology 80, 257 - 266

Wright, C. A., Southgate, V. R., Knowles, R. J.
What is Schistosoma intercalatum Fisher, 1934?

7. Bildteil

7.1. Verzeichnis der Abkürzungen

A	Axonema
BA	Bauchsaugnapf
BK	Blutkapillare
BL	Basallamina
C	Cilien
CG	Canalis gynaecophorus
D	Dornen
DA	Darm
DE	Darmepithel
DI	Darminhalt
DL	Darmlumen
DO	Desmosom
DS	Disc
DV	Elektronendichte Vesikel
DZ	Dotterzelle
E	Ei
EI	Eizelle
EL	Elektronenlichte Vesikel
ER	Endoplasmatisches Reticulum
ES	Eischale
ET	Endstachel
EZ	Epithelzelle
FM	Filamentöses Material
FS	Fädige Struktur
GS	Sekrete vom granulären Typ
H	Haar
HF	Haarfollikel
HL	Hornschichtlagen
HO	Hoden
KD	Kopfdrüse
KK	Kalkkörper
KV	Kopfdrüsenvesikel
L	Lipidtropfen
LS	Sekrete vom lamellaren Typ
M	Membran
MC	Membranocalyx
MD	Zelle der Mehlis'schen Drüse
MI	Mitochondrien

MS	Microspines
MT	Microtubuli
MU	Mundsaugnapf
MV	Microvilli
MZ	Muskelzelle
N	Nucleus
NU	Nucleolus
O	Ovarium
OC	Oocyte
OE	Ootypepithel
OL	Oviductlumen
OT	Ootyplumen
PZ	Parenchymzelle
RK	Rindenkörper
S	Schistosomula
SE	Seitenstachel
SA	Saugnapfbereich
SB	Stratum basale
SC	Stratum corneum
SG	Stratum germinativum
SM	Spermium
SN	Spermatogonium
SP	Stratum papillare
ST	Spermatide
SV	Schalentropfenvesikel
SY	Syncytiales Epithel
TF	Tegumentfalte
TG	Talgdrüse
U	Uterus
UL	Uteruslumen
US	Uterusfalten
V	Vorderende
VD	Vereinigung der Darmschenkel
VE	Vitelloductepithel
VI	Vitellarium
VL	Vitelloductlumen
VM	Vesikel mit membranösem Inhalt
VS	Vesiculum seminale
W	Warze
WF	Wimpernflammenzelle
WG	Wirtsgewebe
WZ	Wirtszelle

7.2. Abbildungen

8. Danksagung

Ich danke Herrn Professor Dr. H. Mehlhorn für die Vergabe des Themas und die zahlreichen Hinweise und Anregungen bei der Erstellung dieser Arbeit.

Herrn Professor Dr. W. Peters danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes.

Für die Überlassung des Materials gilt mein Dank:

Herrn Professor Dr. W. Büttner,
Bernhard-Nocht-Institut Hamburg,

Herrn Professor Dr. S. Kojima, Department of Parasitology,
Sinshu University, Nagano,

Herrn Dr. H. Thomas, Institut für Chemotherapie,
Bayer AG, Wuppertal,

Herrn Dr. J. Vercruysse, Service en Parasitologie,
E. I. S. M. V. Dakar, Senegal,

und

Herrn Professor Dr. G. Webbe, London School of Hygiene and Tropical Medicine, London.

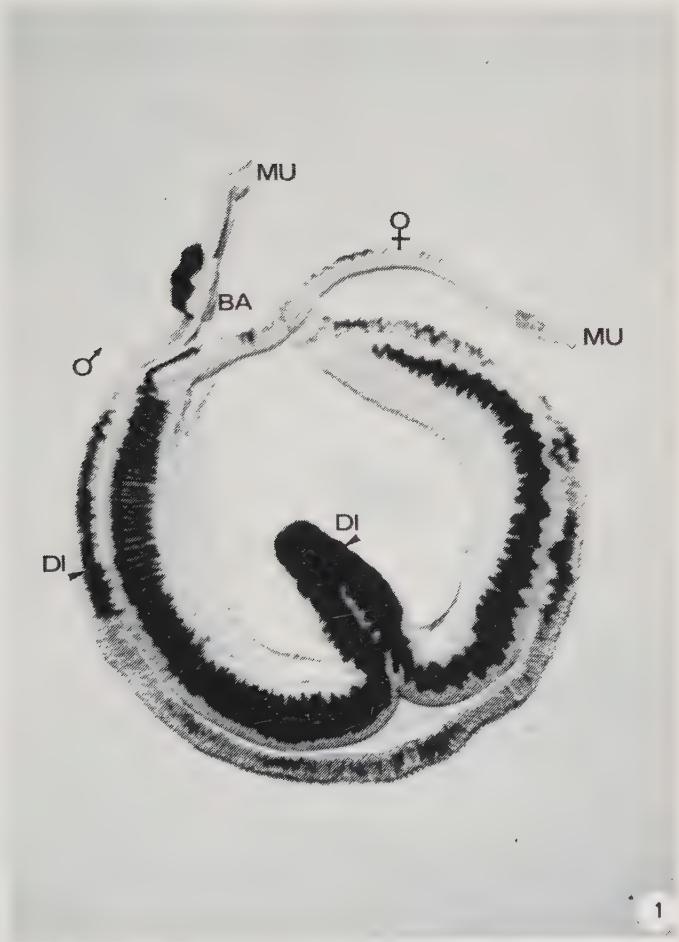
Mein Dank gilt auch Herrn Dr. U. Moltmann und Herrn Dr. V. Walldorf für ihren kollegialen Rat sowie Fräulein L. Langenstraßen und Fräulein A. Grunwald für ihre Hilfsbereitschaft bei der Einarbeitung im methodischen Bereich.

Diese Arbeit soll meinen Eltern und meinem Onkel Matthias Faesen gewidmet sein.

Lebenslauf des Hans-Lothar Tacke

- Am 3.9.1952 geboren in Rheinhausen als Sohn des Rudolf Tacke und seiner Frau Käthe geborene Faesen.
- 1956 Einschulung in die Gemeinschaftsschule Werthauser Straße in Rheinhausen.
- 1960 Wechsel zum Math.Naturw. Gymnasium Rheinhausen.
- Am 19.5.1971 Reifeprüfung bestanden.
- Im Wintersemester 1971/72 Beginn des Pädagogikstudiums mit dem Hauptfach Biologie an der Gesamthochschule Duisburg.
- Am 18.1.1974 Hochzeit mit Gabriele Kaul.
- Am 8.11.1974 Beendigung des Pädagogikstudiums mit dem 1. Staatsexamen für das Lehramt an Grund- und Hauptschulen.
- Im Wintersemester 1974/75 Beginn des Biologiestudiums an der Universität Düsseldorf.
- Am 14.4.1977 die Diplom-Vorprüfung in Biologie abgelegt.
- Am 7.7.1979 Geburt meiner Tochter Ina.
- Am 25.9.1980 nach Anfertigung einer Diplomarbeit mit dem Thema:"Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an larvalen Entwicklungsstadien von Echinococcus granulosus und E. multilocularis" bei Herrn Prof. Dr. H. Mehlhorn die Diplom-Hauptprüfung in Biologie abgelegt.
- Seit Oktober 1980 als wissenschaftliche Hilfskraft in der Abteilung für Parasitologie beschäftigt.
- Im Dezember 1980 nach Anweisung von Herrn Prof. Dr. H. Mehlhorn Beginn der Arbeiten an der Dissertation mit dem Thema:"Zur Artendifferenzierung human- und haustierpathogener Schistosomen-Arten: Eine licht- und elektronenmikroskopische Analyse."
- Am 28.9.1982 Geburt meiner Tochter Carolin.
- Am 11.2.1982 Beendigung meiner Promotionszeit mit dem Abschlußkolloquium.

Abb.: 1 Schistosoma mansoni
Weibchen (♀) im Canalis gynaecophorus (GC) des Männchens (♂). Beim männlichen Tiers sind Mund- (MU) und Bauchsaugnapf (BA) zu erkennen; beim Weibchen nur der Mundsaugnapf. Der Darminhalt (DI) erscheint dunkel.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 70

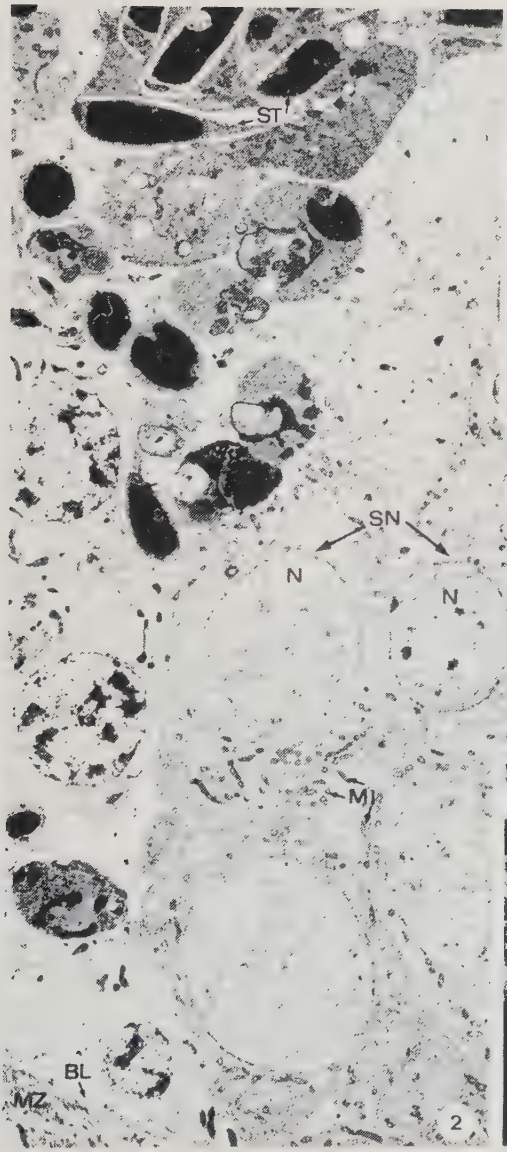


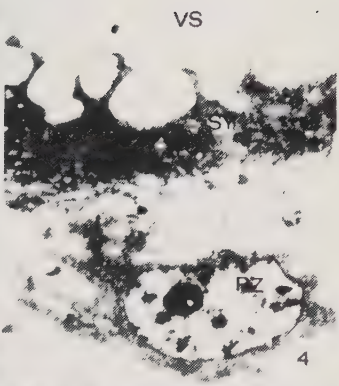
1

Abb.: 2 Schistosoma mattheei
Hoden mit Keimzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Spermatogonien (SN) mit einem großen Kern (N) und einer Vielzahl an Mitochondrien (MI). Weiterhin Spermatiden (ST), deren Kern elektronendicht erscheint. Unterhalb der Basallamina (BL) sind Muskelzellen (MZ) anzutreffen.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 7500

Abb.: 3 Schistosoma japonicum
Ausschnitt aus dem Receptaculum seminis mit Spermien (SM), die unterhalb der Zellmembran mit Microtubulireihen (MT) versehen sind, und deren Axonema (A) eine 9 x 2 + 0 Microtubulistruktur aufweist.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 30000

Abb.: 4 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Syncytiales Epithel (SY) des Vesiculum seminale (VS) mit einer Parenchymzelle (PZ).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9000


ST
SN
N
N
MI
BL
MZ
2


VS
PZ
4

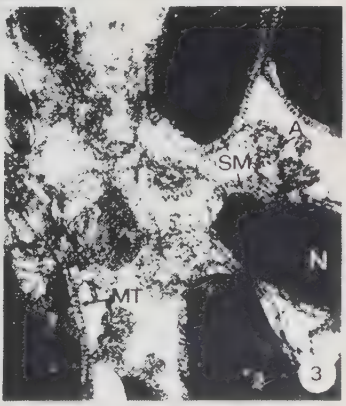

A
SM
N
MT
3

Abb.: 5 Schistosoma bovis
Vorderende eines Männchens mit Mund- (MU) und Bauchsaugnapf (BA); letzterer erscheint ungestielt. Es sind vier Hoden (HO) erkennbar.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 100

Abb.: 6 Schistosoma intercalatum
Vorderende eines Männchens mit Mund- (MU) und Bauchsaugnapf (BA); letzterer erscheint gestielt (Pfeil). Es sind vier Hoden (HO) zu erkennen.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 140

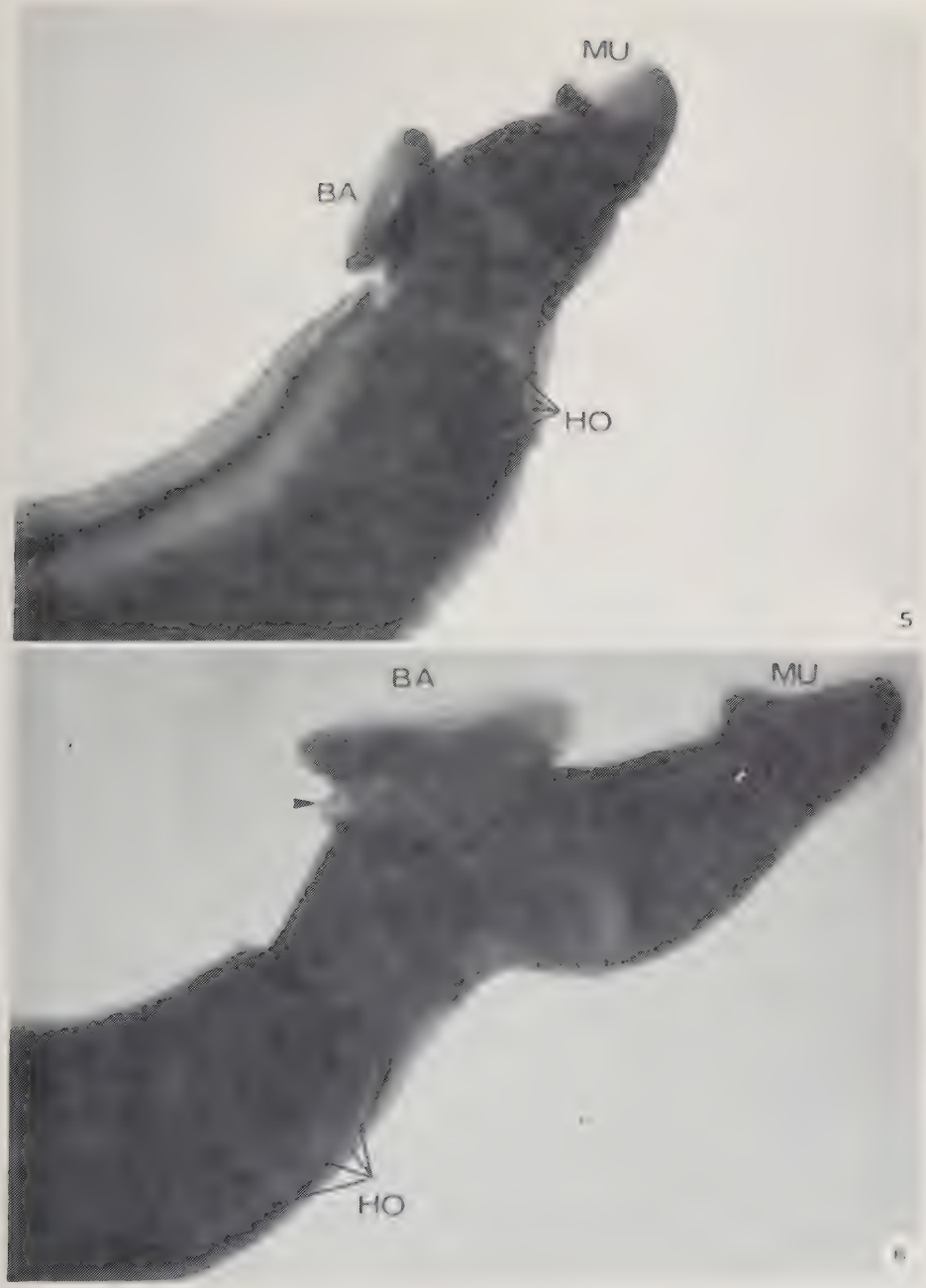
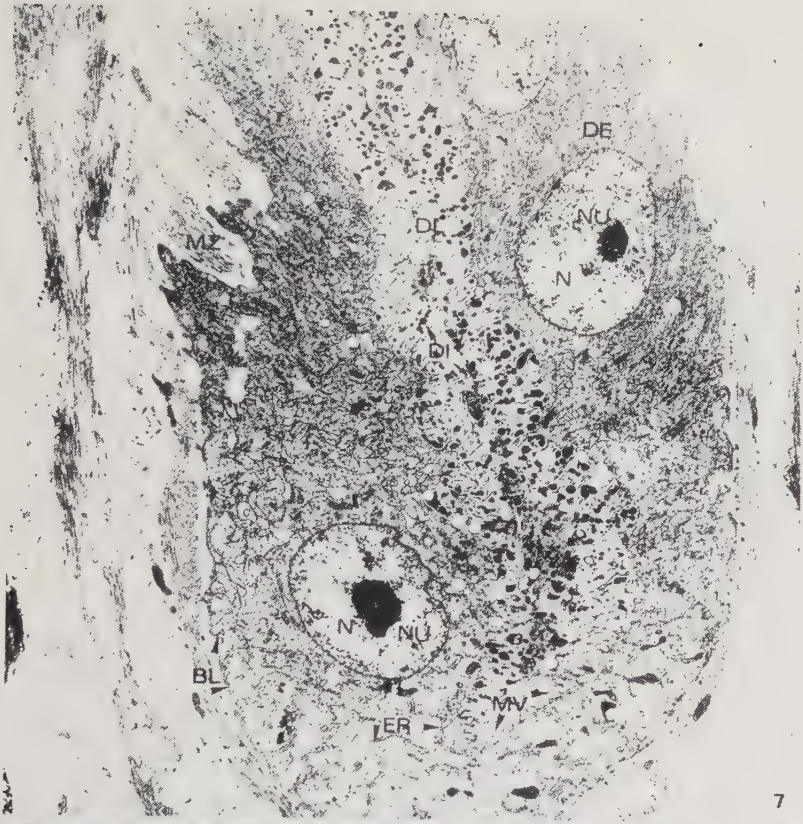
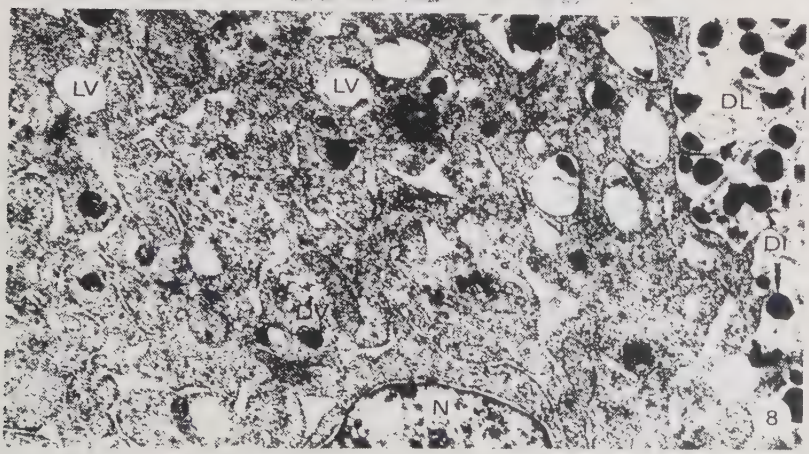

MU
BA
HO
BA
MU
HO

Abb.: 7 Schistosoma intercalatum (Rind)
Darm eines Männchens mit vielkernigem, syncytialem Epithel (DE), das von einer Basallamina (BL) und Muskelzellen (MZ) umgeben ist. Zum Darmlumen (DL) hin sind Microvilli (MV) ausgebildet. Dazwischen liegt der Darminhalt (DI), Reste von Erythrocyten.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 6700

Abb.:8 Schistosoma intercalatum (Rind)
Ausschnitt aus dem Darmepithel mit elektronenlichten (LV) und elektronendichten Vesikeln (DV). Im Darmlumen (DL) sind Partikel des Darminhalts (DI) zu erkennen.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 21000



7

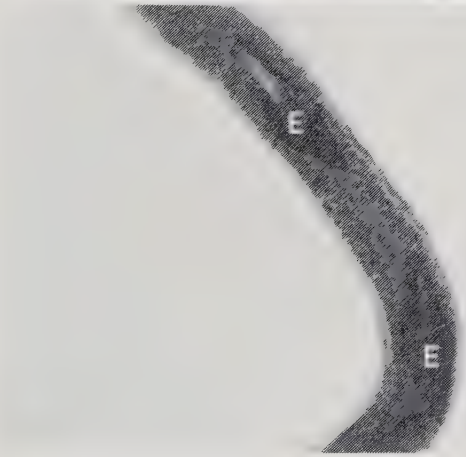


8

Abb.: 9a Schistosoma mattheei
Weibchen mit Eiern (E) im Uterus (U). Das Verhältnis von Körper- zu Uterusbreite beträgt 4 : 1.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 200

Abb.: 9b Schistosoma intercalatum
Weibchen mit Eiern (E) im Uterus (U). In diesem Fall ergibt sich ein Verhältnis von Körper- zu Uterusbreite von 2 : 1.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 100

9a

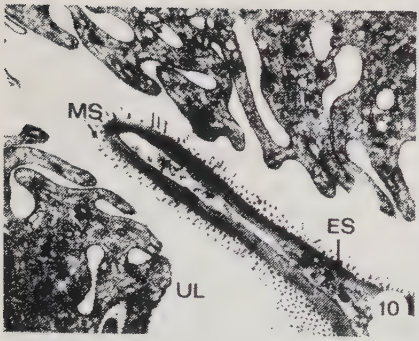


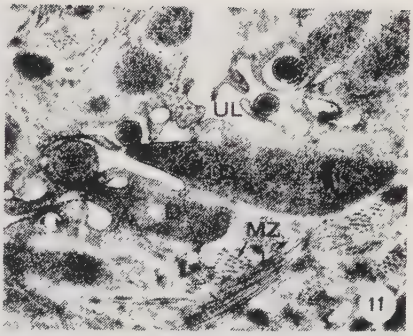
9b

Abb.: 10 Schistosoma haematobium
Syncytium (SY) des Uterus, in dessen Lumen ein Ei liegt. Die Eischale (ES) ist mit Microspines (MS) besetzt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 14000

Abb.: 11 Schistosoma haematobium
Uterus, in dessen Syncytium Dornen (D) auftreten und ins Uteruslumen (UL) ragen.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

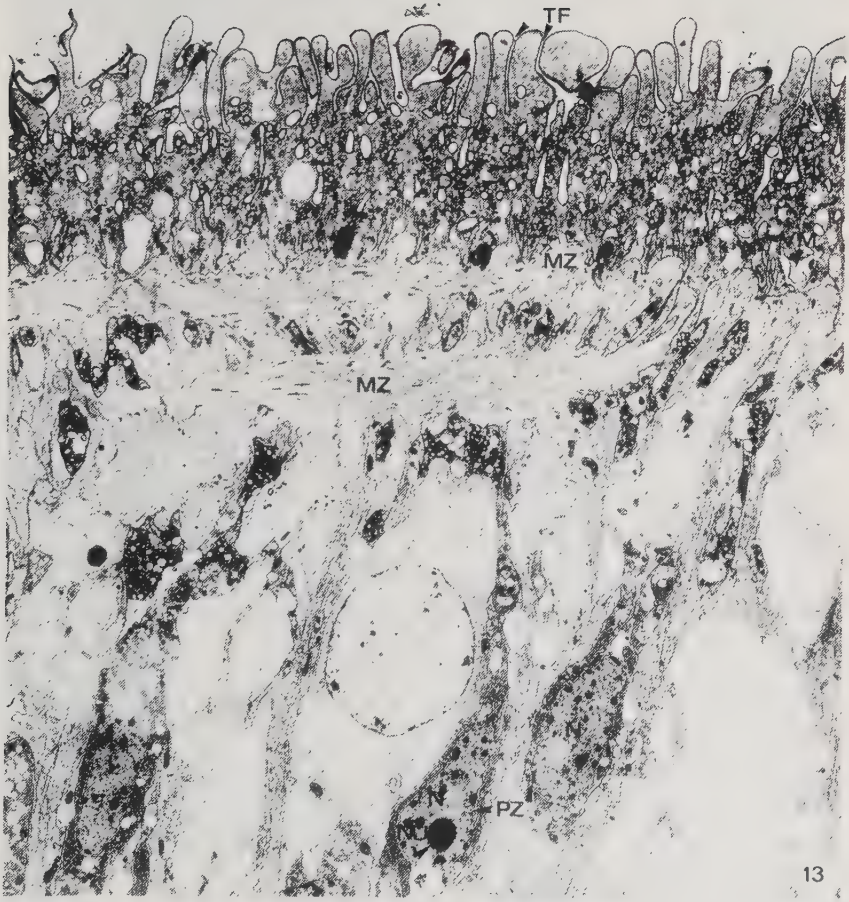
Abb.: 12 Schistosoma haematobium
Uterussyncytium (SY), das zum Lumen hin aufgefaltet erscheint (US) und elektronenlichte Vesikel (LV) enthält. Die Basallamina (BL) ragt ins Syncytium hinein.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 19000


MS
ES
UL
10


UL
MZ
11

MZ
BL
US
MS
ES
UL
12

Abb.: 13 Schistosoma japonicum
Tegument eines Männchens mit Tegumentfalten (TF). Das Syncytium (SY) enthält stabförmige Discs (DS) und Vesikel mit membranösem Inhalt (VM). Es schließen sich längs und quer angeordnete Muskelzellen (MZ) an, sowie Parenchymzellen (PZ), die über cytoplasmatische Brücken mit dem Tegument verbunden sind.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 6000



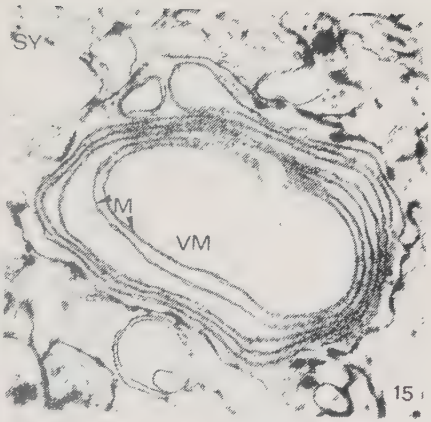
13

Abb.: 14 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Dornen (D) im Syncytium (SY) des Canalis gynaecophorus (CG). Die Basallamina (BL) des Syncytiums liegt der Dornenbasis eng an.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

Abb.: 15 Schistosoma haematobium (Schaf)
Tegument eines Männchens mit Vesikel (VM), der gestapelte Membranen (M) enthält.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 35000

Abb.: 16 Schistosoma japonicum
Canalis gynaecophorus (CG) mit Dornen (D) im Syncytium (SY), das eine Vielzahl elektronenlichter Vesikel (LV) enthält.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 6000

D
SY
BL
14


SY
M
VM
15

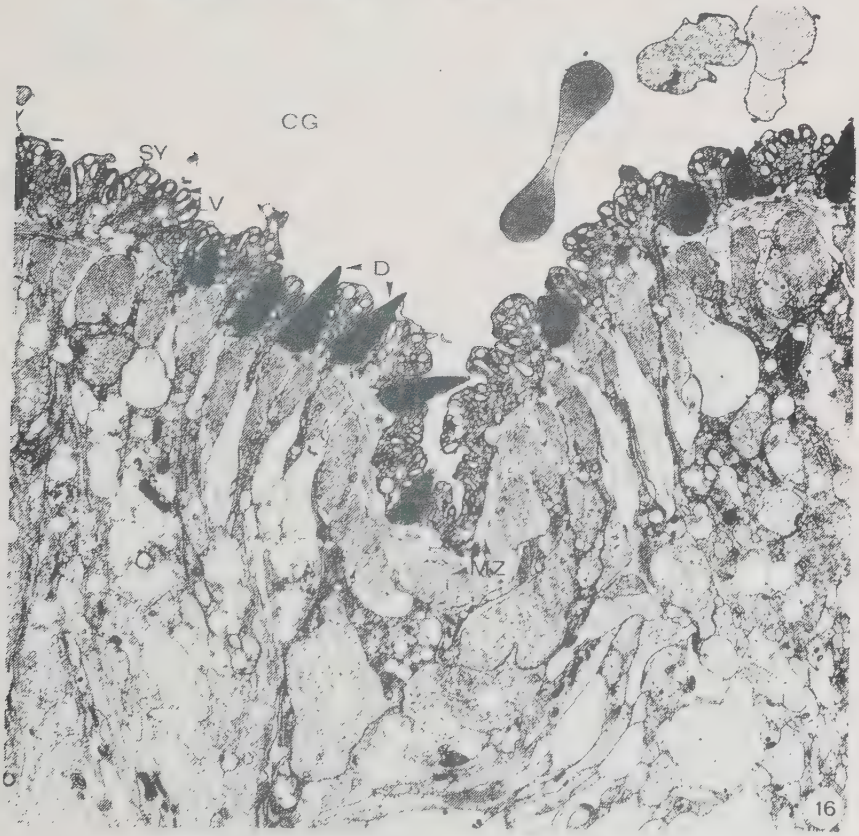
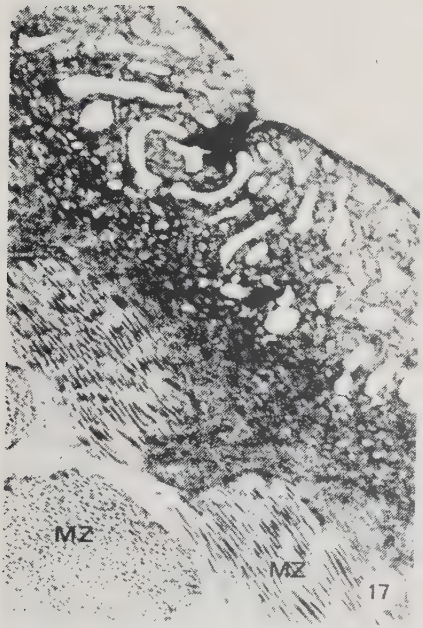

CG
SY
V
D
Mz
16

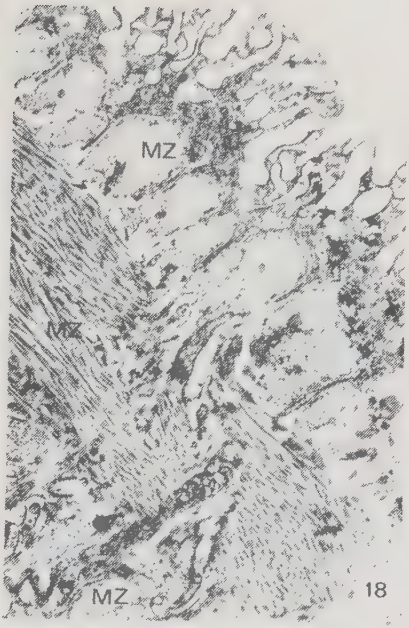
Abb.: 17 Schistosoma intercalatum (Rind)
Dornenloses Tegument eines Weibchens mit längs und quer angeordneten Muskelzellen (MZ).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

Abb.: 18 Schistosoma haematobium
Dornenloses Tegument eines Weibchens mit untergelagerten Muskelzellen (MZ).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 12000

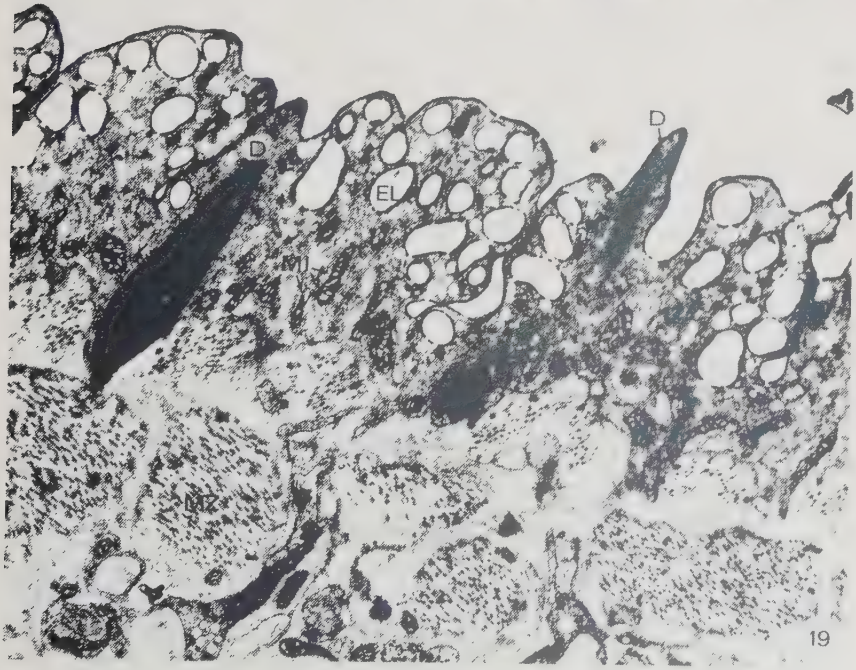
Abb.: 19 Schistosoma haematobium
Tegument eines Weibchens am Hinterende, wo vereinzelte Dornen (D) anzutreffen sind. Im Syncytium werden Mitochondrien (MI) und eine Vielzahl an elektronenlichten Vesikeln (EL) deutlich.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 18000



17



18



19

Dorsales Tegument des Männchens

Abb.: 20 u. Schistosoma intercalatum
21 Die Tegumentwarzen (W) weisen Dornen (D) auf, der apikale Pol ist dornenfrei.
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen x 100, x 170

Abb.: 22 Schistosoma intercalatum (Rind)
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme x 250

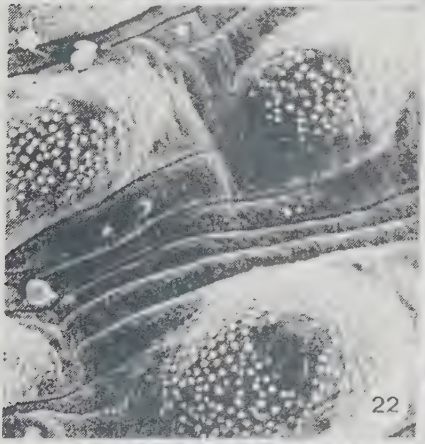
Abb.: 23 Schistosoma intercalatum (Schaf)
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme x 250

Abb.: 24 Schistosoma haematobium
Die Tegumentwarzen (W) sind gänzlich mit Dornen (D) besetzt.
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme x 170

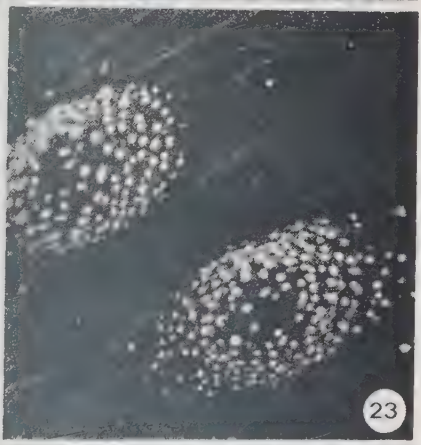
Abb.: 25 Schistosoma haematobium (Schaf)
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme x 170

20

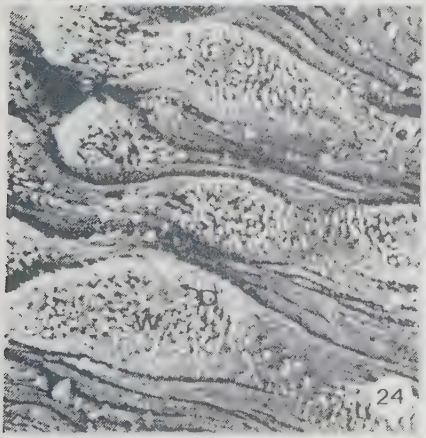
21



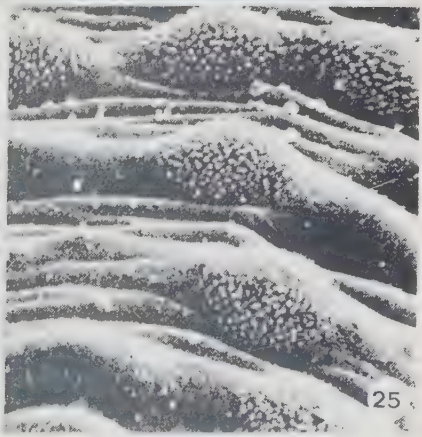
22



23



24



25

Dorsales Tegument der Männchen

Abb.: 26 Schistosoma bovis
Die Tegumentwarzen (W) sind dornenlos.

Abb.: 27 Schistosoma mattheei

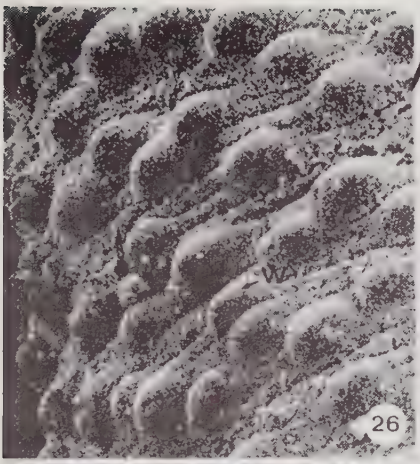
Abb.: 28 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)

Abb.: 29 Schistosoma bovis/mattheei (Schaf)

Abb.: 30 Schistosoma mansoni
Die Tegumentwarzen (W) sind gänzlich mit Dornen (D) besetzt.

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen x 170

Abb.: 31 Schistosoma japonicum
Das Tegument ist stark gefaltet (TF) und besitzt weder Warzen noch Dornen.
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme x 250


26

27

28

29

30

31

Dorsales Tegument der Männchen

Abb.: 32 Schistosoma intercalatum
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9500

Abb.: 33 Schistosoma mansoni
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 28000

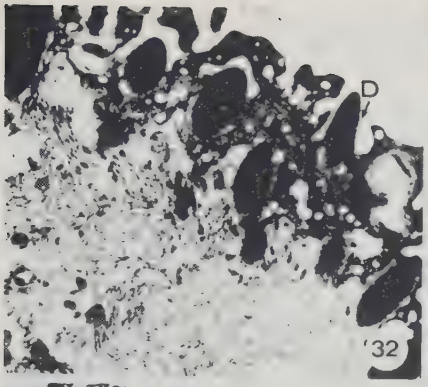
Abb.: 34 Schistosoma intercalatum (Schaf)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 17000

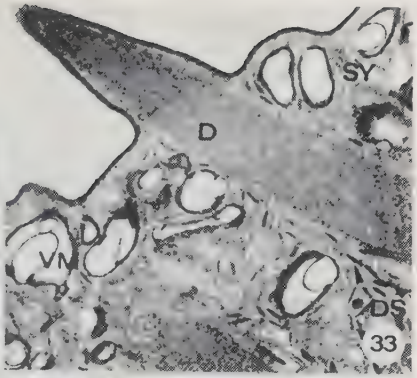
Abb.: 35 Schistosoma intercalatum (Rind)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 18000

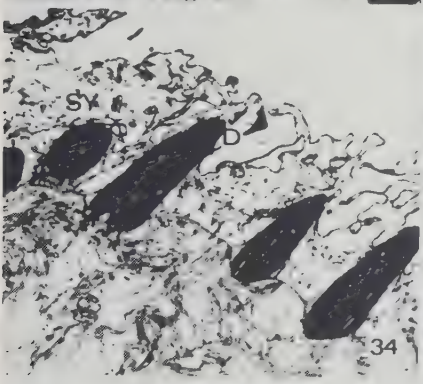
Abb.: 36 Schistosoma haematobium
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 5500

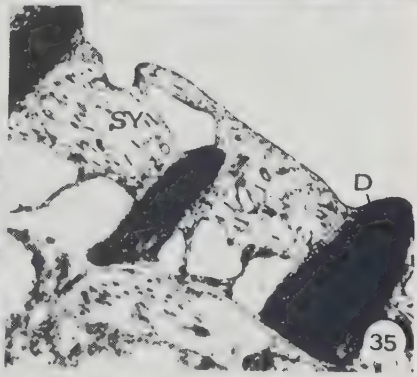
Abb.: 37 Schistosoma haematobium (Schaf)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 8000

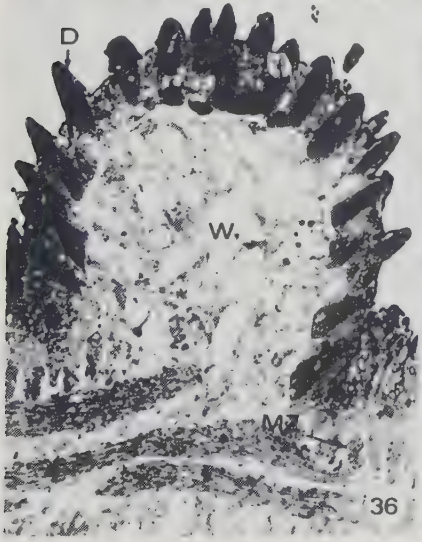
Die Tegumentdornen (D) treten deutlich hervor. Am Aufbau der Warzen (W) sind Muskelzellen (MZ) kaum beteiligt. Im Syncytium (SY) sind Discs (DS) und Vesikel membranösem Inhalt (VM) anzutreffen .

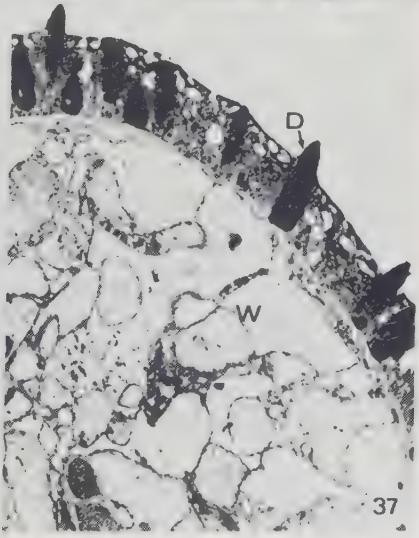

D
32


SY
D
VM
DS
33


SY
D
34


SY
D
35


D
W
MZ
36


D
W
37

Dorsales Tegument der Männchen

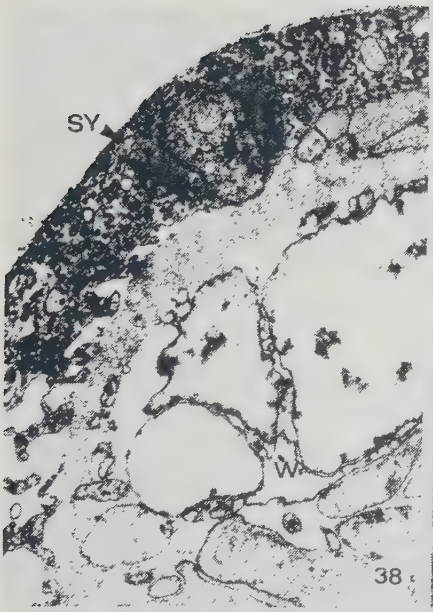
Abb.: 38 Schistosoma bovis
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 14000

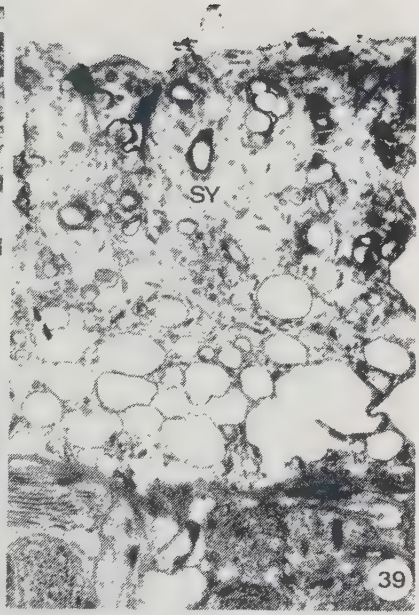
Abb.: 39 Schistosoma mattheei
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

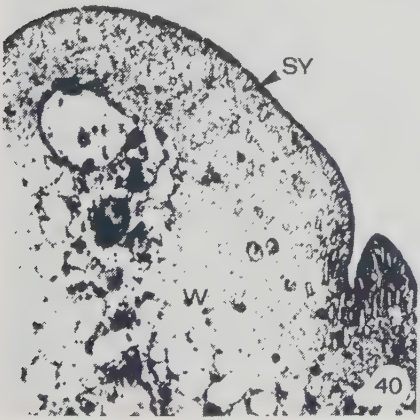
Abb.: 40 Schistosoma bovis/mattheei (Schaf)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9000

Abb.: 41 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9000

Das dorsale Tegument dieser Arten erweist sich als dornenlos.


SY
W
38


SY
39


SY
W
40

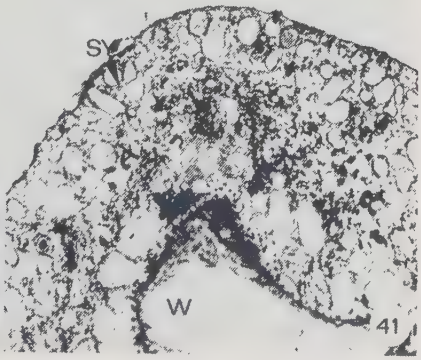
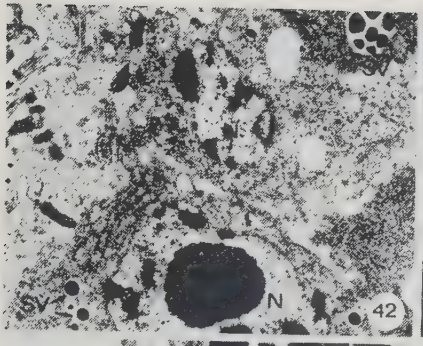

SY
W
41

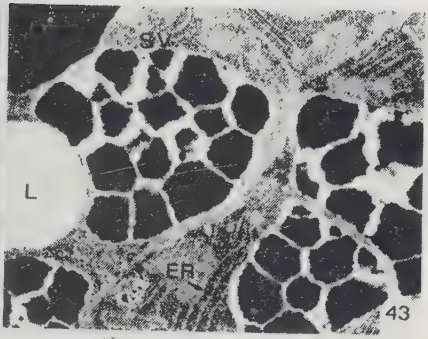
Abb.: 42 Schistosoma japonicum
Vitellarium mit unreifen Dotterzellen; die Bildung der Schalentropfenvesikel (SV) beginnt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 4000

Abb.: 43 Schistosoma japonicum
Reife Dotterzellen mit hochgeordnetem, rauhem Endoplasmatischen Reticulum (ER), Lipidtropfen (L) und sich zerteilenden Schalentropfen (SV).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

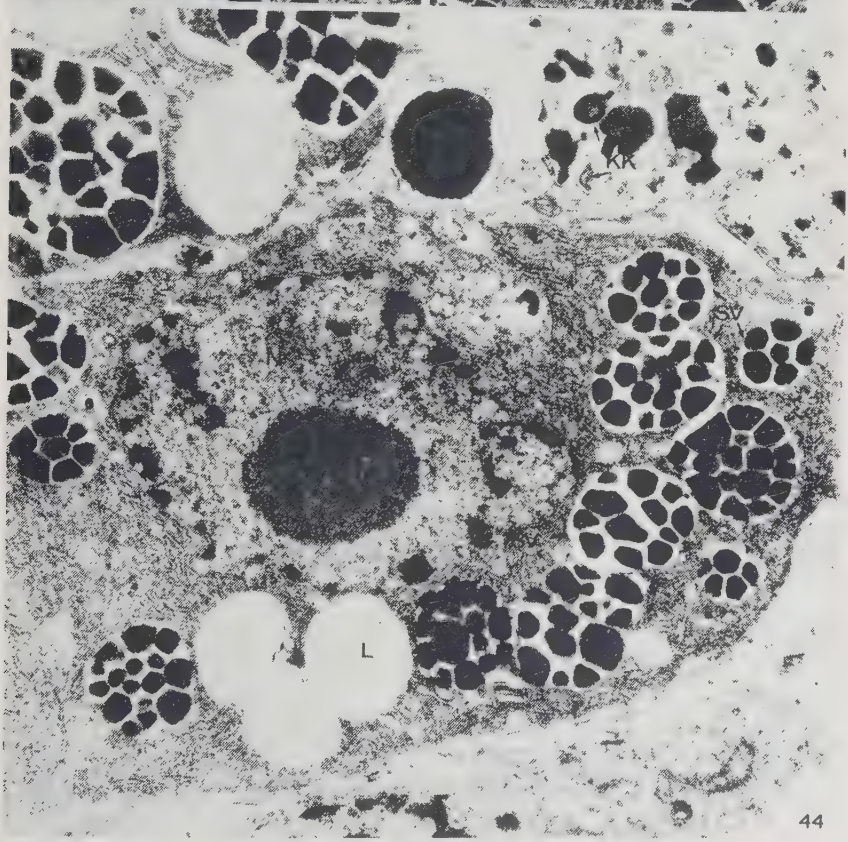
Abb.: 44 Schistosoma japonicum
Reife Dotterzellen mit Lipidtropfen (L), Schalentropfen (SV) und Kalkkörpern (KK), die vom rER gebildet werden.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 17ooo



42



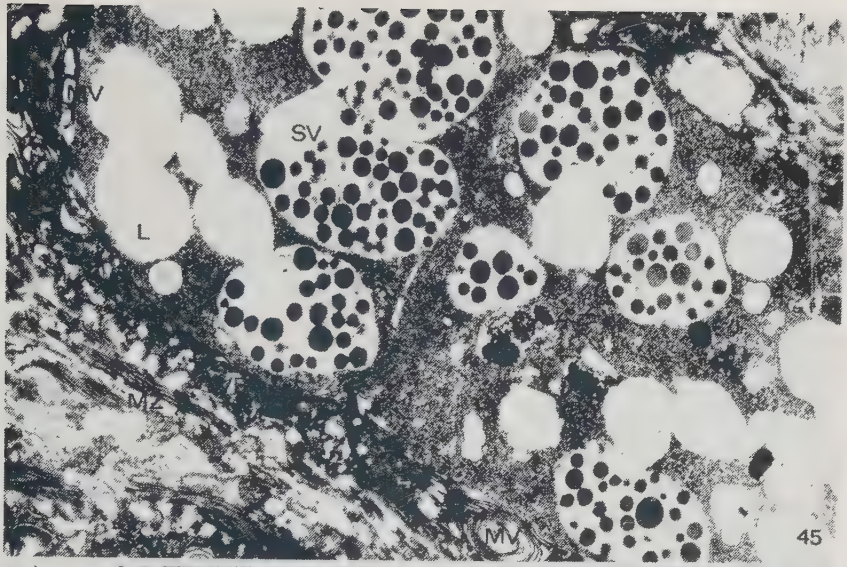
43



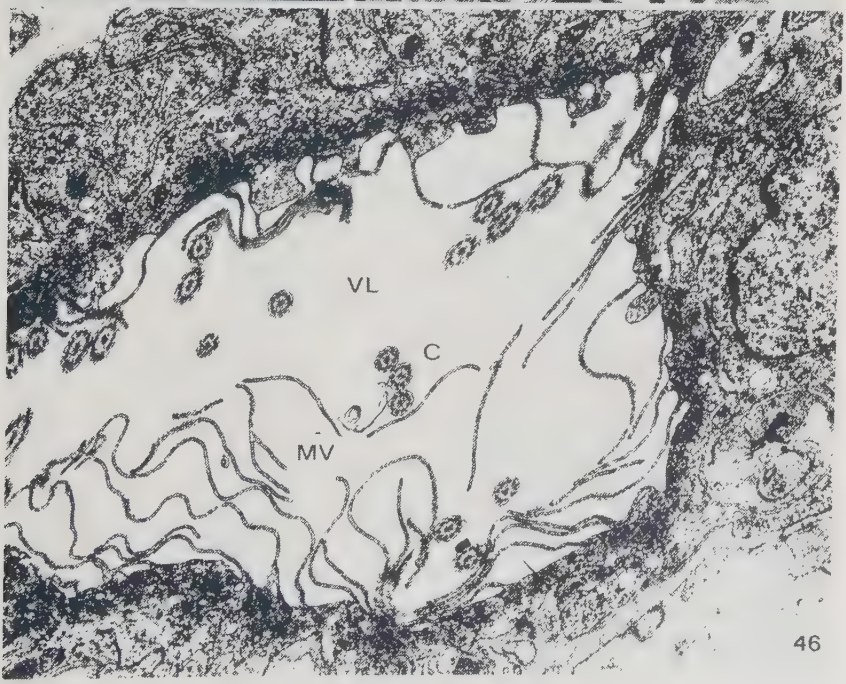
44

Abb.: 45 Schistosoma intercalatum
Dotterzellen im Vitelloduct, dessen Epithel (VE) Microvilli (MV) ausbildet. Diese werden durch die Dotterzellen an die Vitelloductwand gedrückt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 17000

Abb.: 46 Schistosoma intercalatum (Rind)
Vitelloduct nahe der Vereinigung mit dem Oviduct; zum Lumen (VL) hin bildet das Epithel Microvilli (MV) und Cilien (C) aus.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 24000



45



46

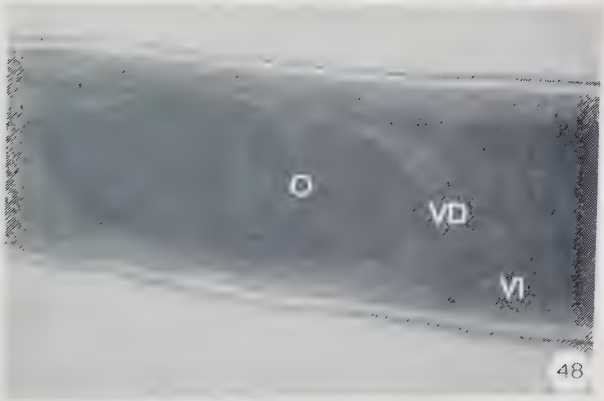
Abb.: 47 Schistosoma japonicum
Weibchen mit einem ovoiden Ovarium (O).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 230

Abb.: 48 Schistosoma intercalatum
Weibchen mit einem spiraligen Ovarium (O).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 300

Abb.: 49 Schistosoma mattheei
Weibchen mit einem zylindrisch gestreckten Ovarium (O).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 130

Hinter dem Ovarium vereinigen sich die paarigen Darmschenkel zum unpaaren Enddarmabschnitt. Nach dieser Vereinigung (VD) beginnt das Vitellarium (VI).

47



48

49

Abb.: 50 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Ovarium in der Nähe der Oviductmündung; locker gepackte Oocyten (OC) mit einer Vielzahl an Mitochondrien (MI) sowie mit charakteristischen Rindenkörpern (RK) in der Kontaktzone zu benachbarten Zellen.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 24000

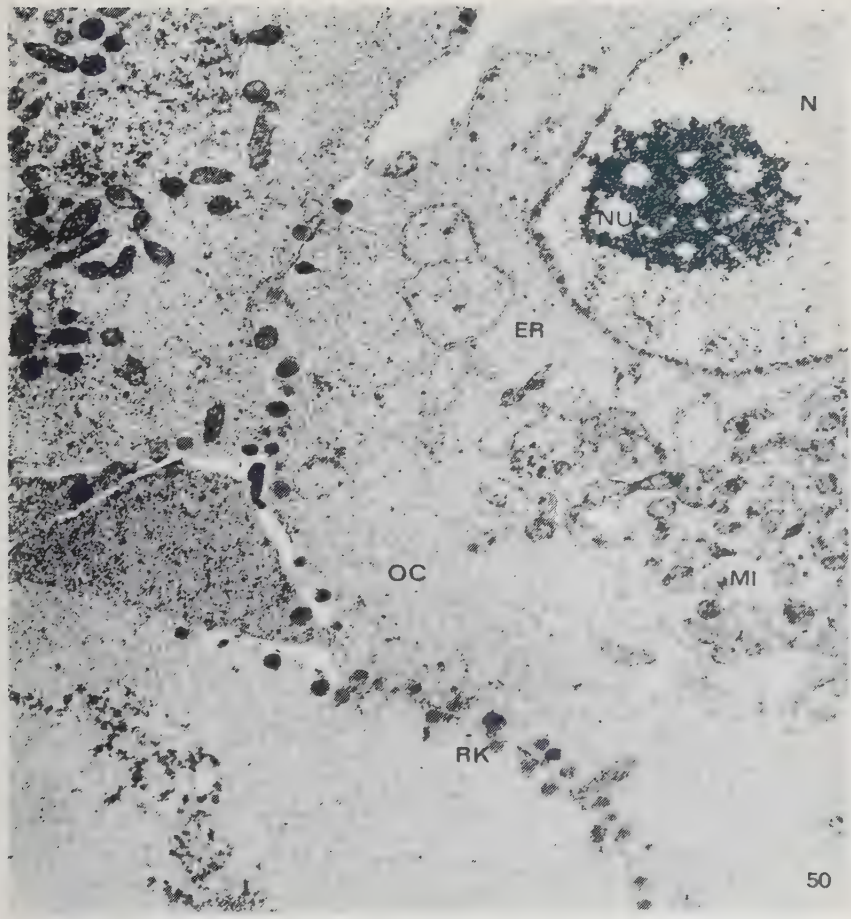

N
NU
ER
OC
MI
RK
50

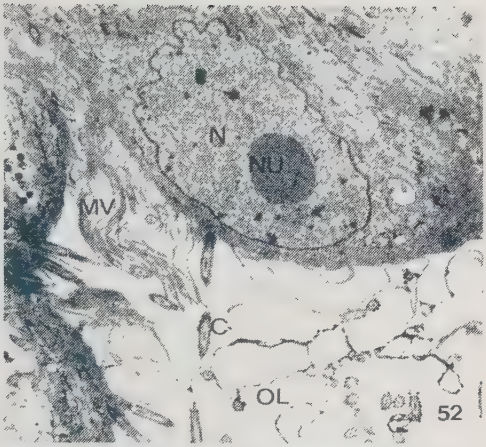
Abb.: 51 Schistosoma haematobium
Abschnitt des Oviducts in der Nähe des Ovariums; das Epithel (EZ) bildet zum Lumen (OL) hin ausschließlich Microvilli (MV) aus.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

Abb.: 52 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Nucleus (N) mit Nucleolus (NU) in einer Oviductepithelzelle.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 10000

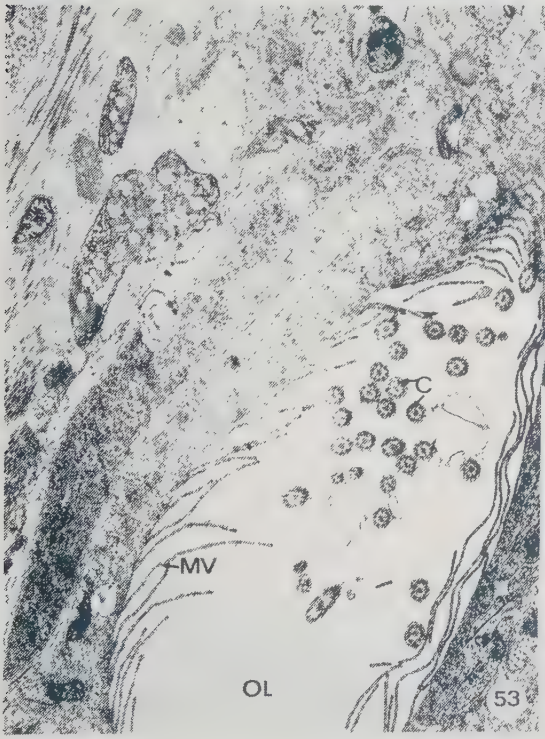
Abb.: 53 Schistosoma japonicum
Abschnitt des Oviducts nahe der Vereinigung mit dem Vitelloduct. Das Epithel bildet Microvilli (MV) und Cilien (C) aus.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 20000

Abb.: 54 Schistosoma japonicum
Grenze zwischen zwei Oviductepithelzellen (ZG) mit Mitochondrien (MI), Microvilli (MV) und Cilien (C).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 14000

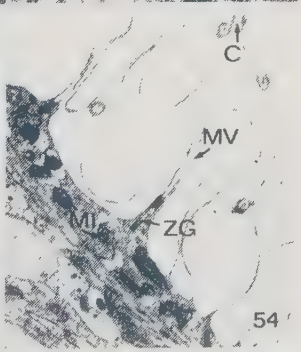
51



52



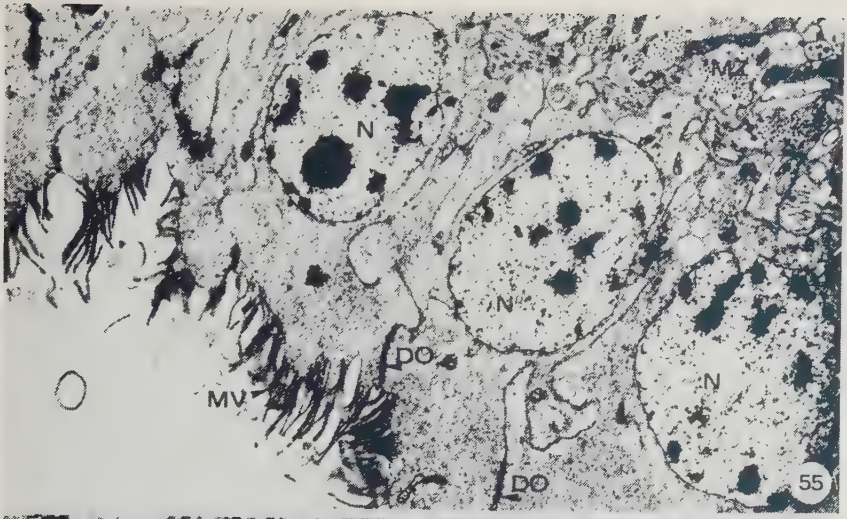
53



54

Abb.: 55 Schistosoma japonicum
Ootypepithelzellen mit basal gelegenen Kernen (N) und Microvilli (MV). Die Zellen sind durch unseptierte Desmosomen (DO) verbunden.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 12000

Abb.: 56 Schistosoma japonicum
Ootyplumen (OT) ohne Ei, lediglich membranöses Material ist anzutreffen. Der starke Besatz der Epithelzellen mit Microvilli (MV) wird deutlich.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 4000


N
MX
N
N
PO
MV
PO
55

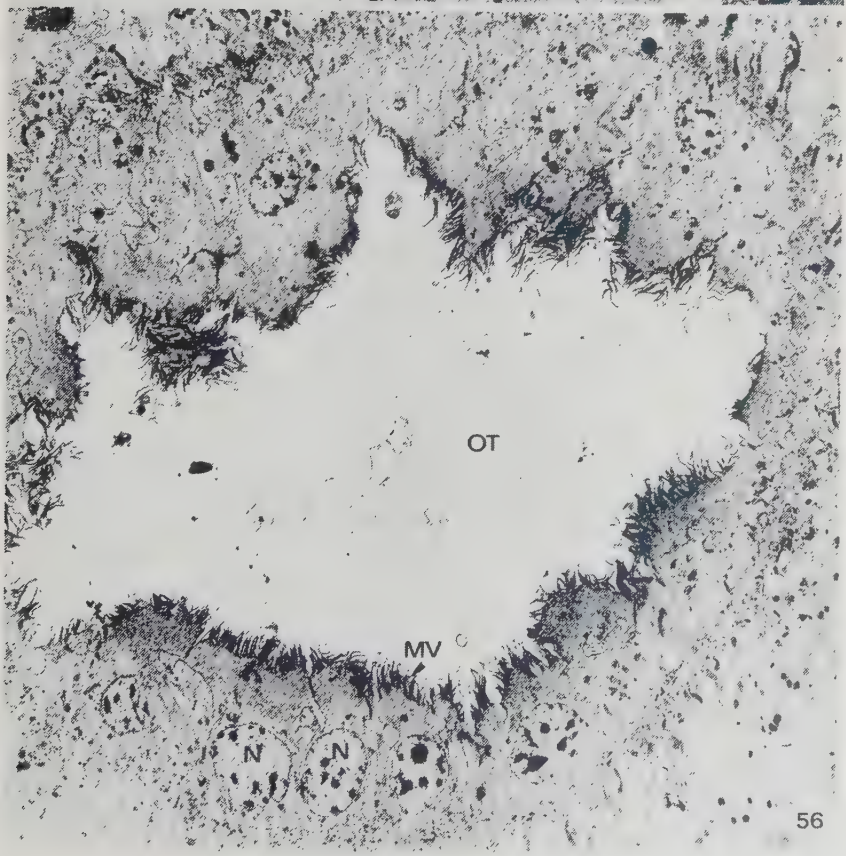

OT
MV
N
N
56

Abb.: 57 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Die Zellen des Ootypepithels (OE) sind langgestreckt, das Lumen des Ootyps (OT) erscheint dadurch minimal. Die stark eingefaltete Basallamina (BL) ist von quer und längs angeordneten Muskelzellen (MZ) unterlagert.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x9000

Abb.: 58 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Ootyp mit Ei, dessen Schale (ES) durch das Ootypepithel (OE) deformiert erscheint.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9000

OE
OT
Bl
M
57

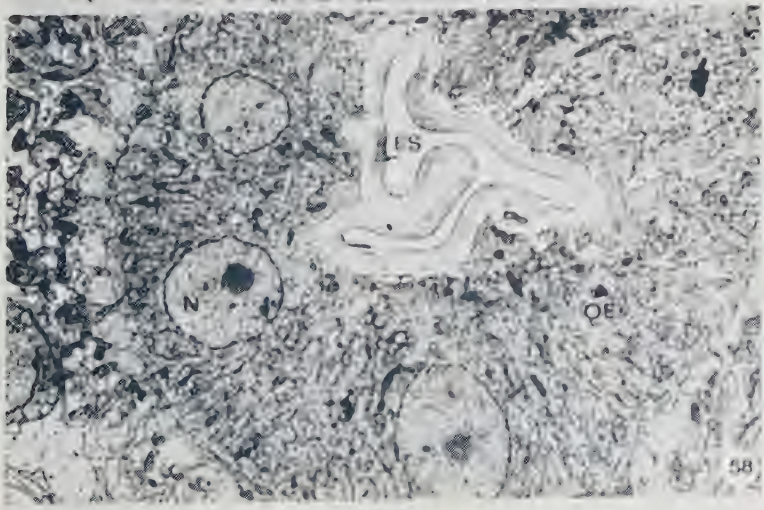
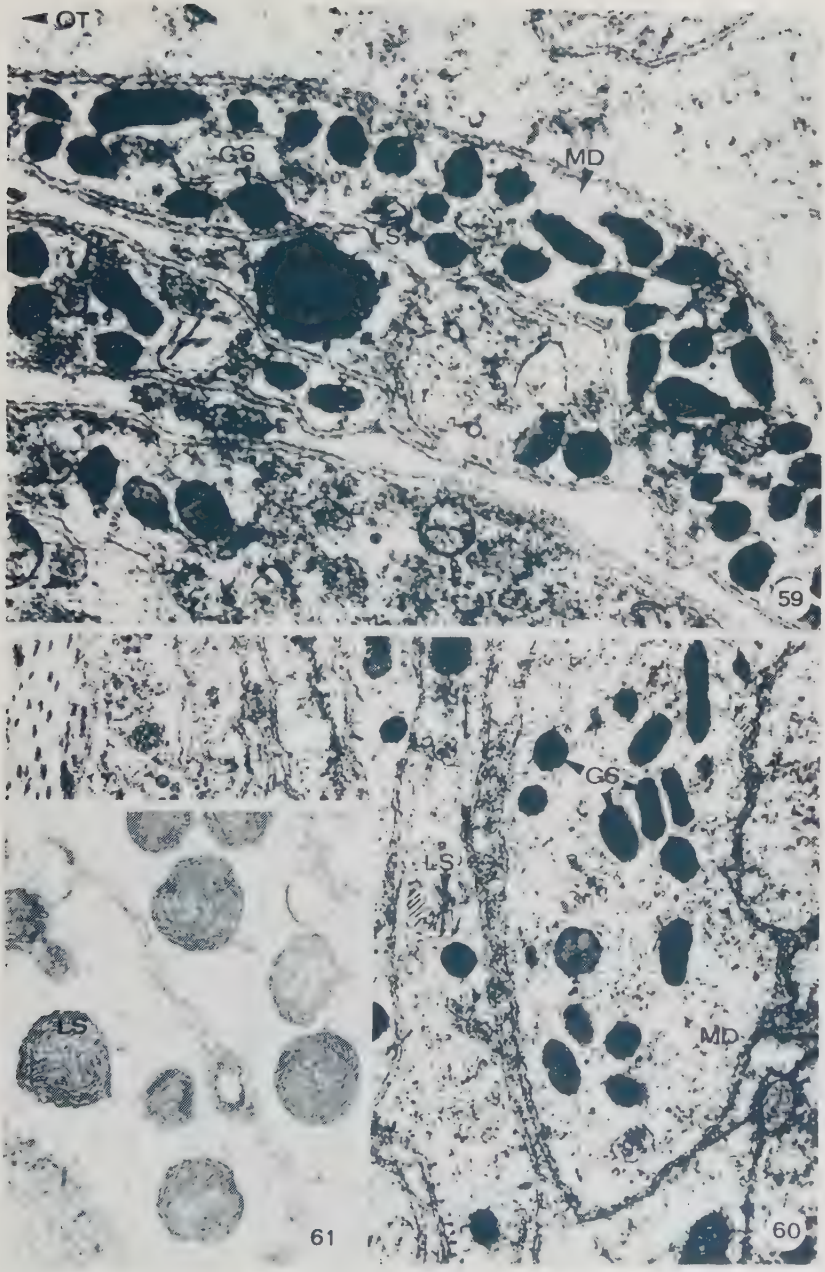

LS
N
OE
58

Abb.: 59 u. Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
60 Sekrete in den Zellen der Mehlis'schen Drüse (MD). Sekrete vom granulären (GS) und lamellaren Typ (LS) liegen nebeneinander vor.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 27000

Abb.: 61 Schistosoma intercalatum (Schaf)
In den Vesikeln (LS) wird die lamellare Struktur deutlich.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 45000


OT
GG
MD
LS
59
GG
LS
MD
60
LS
61

Intra-uterine Eier

Abb.: 62 Schistosoma mansoni
Seitenstachel-Ei mit rotgefärbter Eischale (Ziehl-Neelsen positiv).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 900

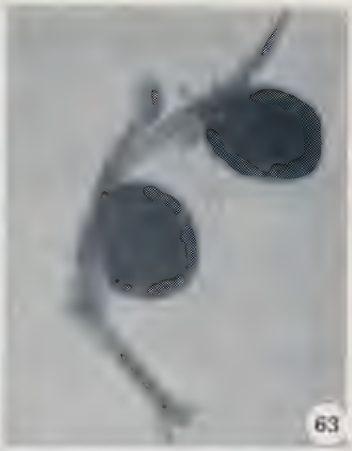
Abb.: 63 Schistosoma japonicum
Zwei Seitenstachel-Eier mit rotgefärbter Eischale (Ziehl-Neelsen positiv).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 500

Abb.: 64 Schistosoma intercalatum
Ei mit Endstachel (ET), Färbung der Eischale nicht eindeutig (eher Ziehl-Neelsen negativ).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 600

Abb.: 65 Schistosoma intercalatum (Rind)
Ei mit Endstachel (ET), farblose Eischale (Ziehl-Neelsen negativ).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 700

Abb.: 66 Schistosoma intercalatum (Schaf)
Ei mit Endstachel (ET), Färbung der Eischale nicht eindeutig (eher Ziehl-Neelsen negativ).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 600

62


63

64

65

66

Intra-uterine Eier vom Endstacheltyp, sämtliche mit farbloser Eischale (Ziehl-Neelsen negativ)

Abb.: 67 Schistosoma bovis
Lichtmikroskopische Aufnahme x 600

Abb.: 68 Schistosoma mattheei
Lichtmikroskopische Aufnahme x 650

Abb.: 69 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Lichtmikroskopische Aufnahme x 730

Abb.: 70 Schistosoma haematobium
Lichtmikroskopische Aufnahme x 650

Abb.: 71 Schistosoma haematobium (Schaf)
Lichtmikroskopische Aufnahme x 600

67

68

69

70

71

Abb.: 72 Schistosoma haematobium
Ei im Uteruslumen (UL); die Eizelle (EI) ist von Dotterzellen (DZ) umgeben, die noch Lipidtropfen (L) aufweisen. Schalentropfen fehlen. Die Eischale (ES) ist mit Microspines (MS) besetzt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 4300

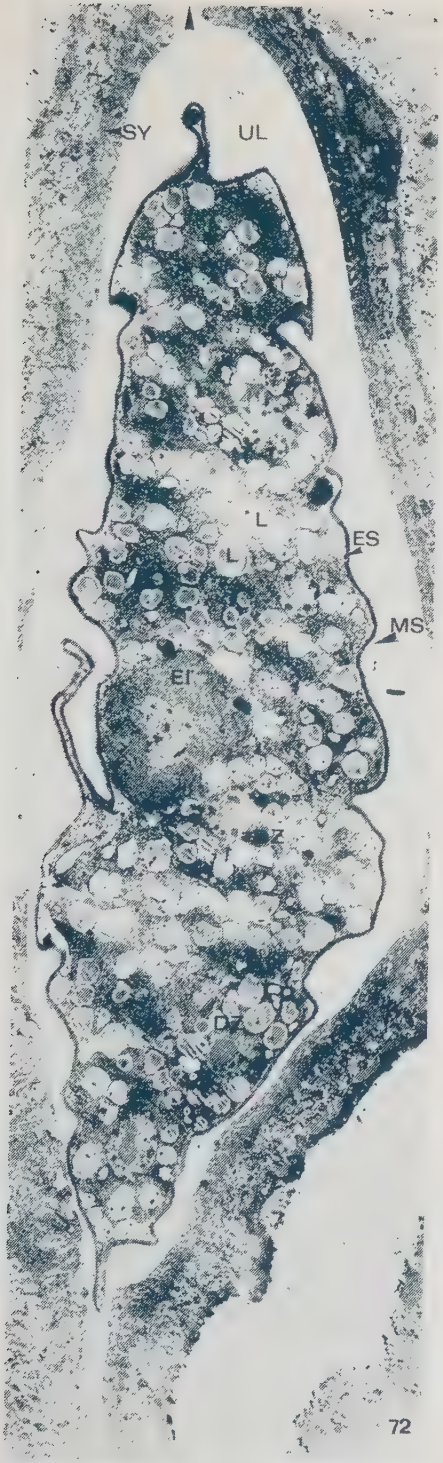

SY
UL
L
L
ES
MS
EI
Z
DZ

Abb.: 73 Schistosoma japonicum
Eischale (ES) mit kurzen Microspines (MS) sowie
langen fädigen Strukturen (FS).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 34000

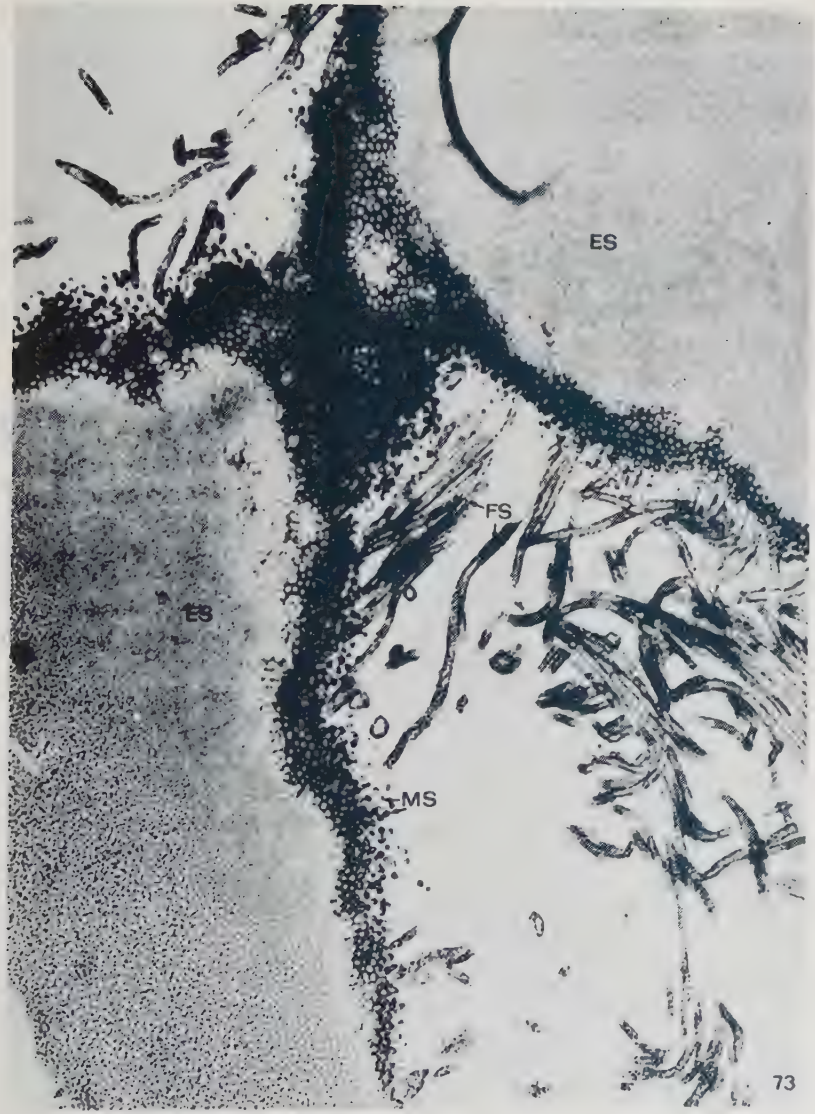

ES
FS
ES
MS

Abb.: 74 Schistosoma mattheei
Ei im Uteruslumen (UL); Eischale (ES) mit Microspines (MS).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9500

Abb.: 75 Schistosoma bovis
Eischale (ES) mit Microspines (MS) im Längs- und Querschnitt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 9500

Abb.: 76 Schistosoma intercalatum
Ei im Uteruslumen (UL); Dotterzellen (DZ) mit Nucleus (N), Lipidtropfen (L) und rauhem Endoplasmatischen Reticulum (ER) liegen innerhalb der Eischale (ES), die mit Microspines (MS) besetzt ist.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 5000

ES
MS
UL
74
MS
ES
UL
MS
75
MS
UL
ES
L
L
DZ
SY
76

Eischale (ES) mit Microspines (MS) gleicher Struktur

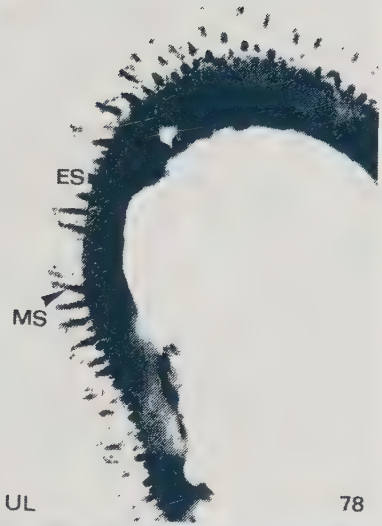
Abb.: 77 Schistosoma bovis/mattheei (Rind)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 38000

Abb.: 78 Schistosoma intercalatum (Rind)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 38000

Abb.: 79 Schistosoma haematobium (Schaf)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 38000

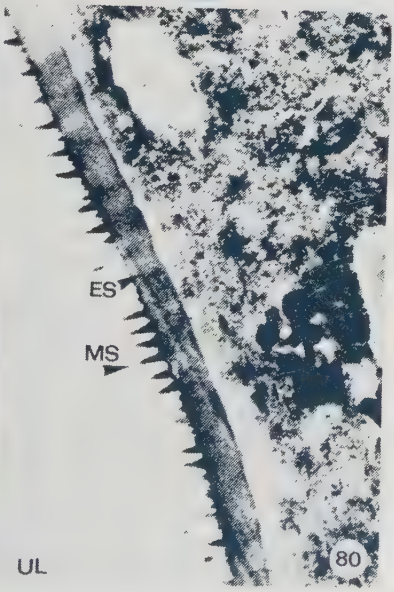
Abb.: 80 Schistosoma intercalatum (Schaf)
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 28000

77



78

79



80

Abb.: 81 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)
Stratum corneum nichtpenetrierter Mäusehaut;
die Hornschichtlagen (HL) sind relativ dünn.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 14000

Abb.: 82 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)
Stratum corneum penetrierter Mäusehaut; die
Hornschichtlagen (HL) erscheinen aufgequollen.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 14000

Der Pfeil weist in Richtung des Stratum germinativum.

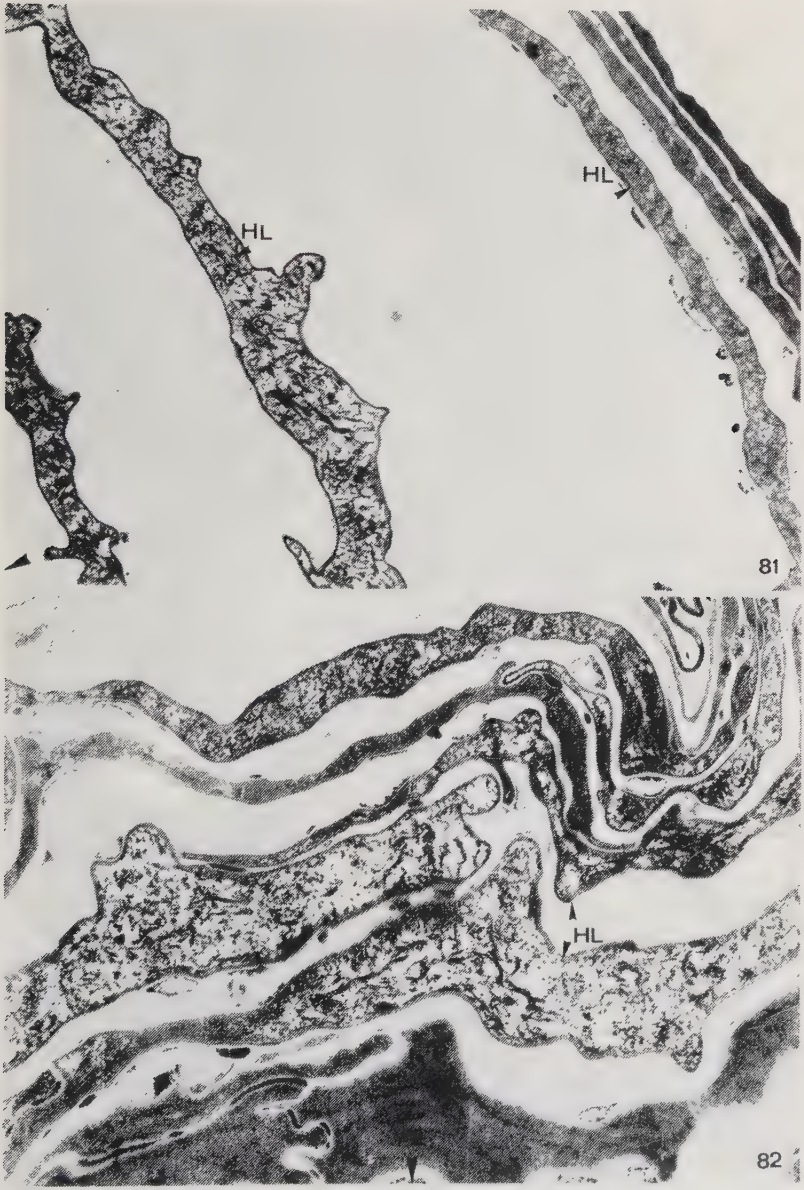

HL
HL
81
HL
82

Abb. 83 bis 86 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)

Abb.: 83 (1 Stunde p.i.) Ein Schistosomulum (S) ist ins Stratum corneum (SC) eingedrungen. Daneben ist der Querschnitt eines Mäusehaares (H) zu erkennen.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 600

Abb.: 84 (17 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum (S) im Stratum germinativum (SG); das Stratum basale (SB) ist noch nicht überwunden.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 600

Abb.: 85 (17 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Stratum germinativum; das äußere Syncytium (SY) weist Dornen (D) auf, welche die Membran der Wirtszellen (WZ) deformieren. Unterhalb des Teguments treten undifferenzierte Zellen (UZ) auf.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 3300

Abb.: 86 (17 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Stratum germinativum; unterhalb des Teguments befindet sich eine Schicht filamentösen Materials (FM), an die sich Muskelzellen (MZ) anschließen. Die Mitochondrien (MI) der Wirtszelle (WZ) sind geschädigt.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 6600

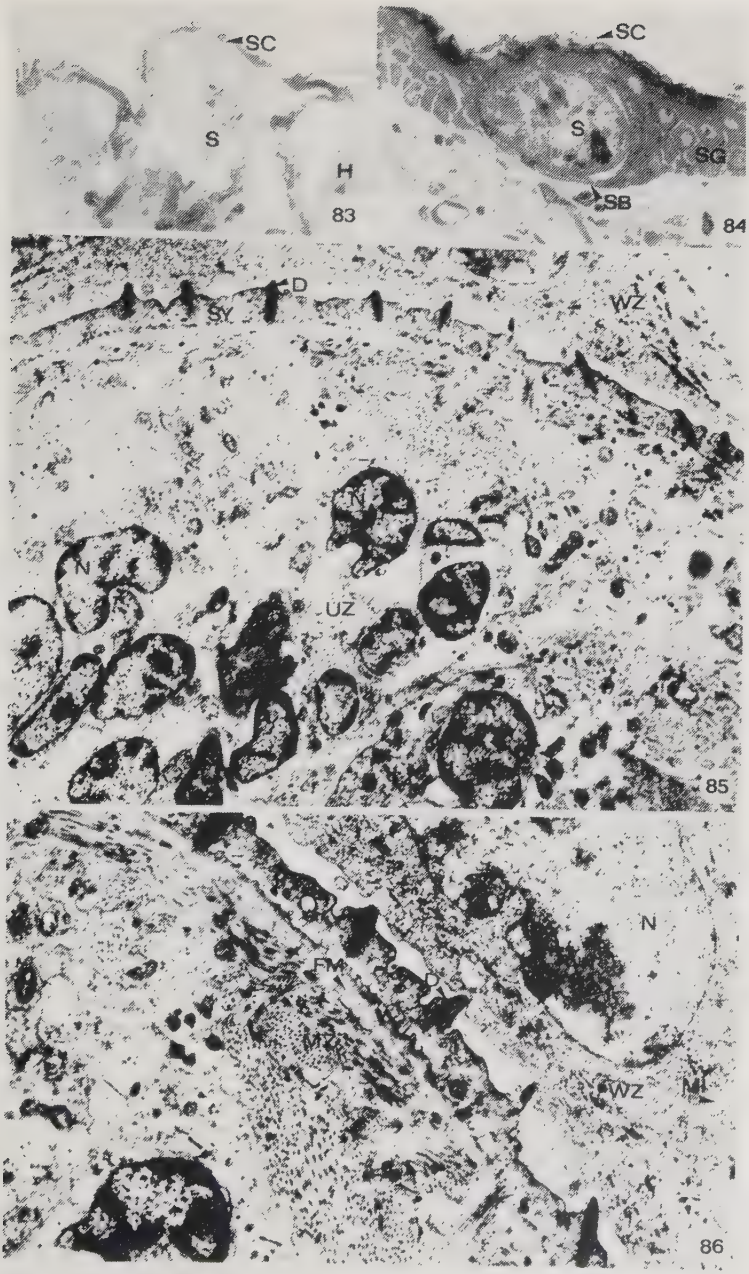

SC
S
H
83
SC
S
SG
SB
84
D
SY
WZ
N
N
UZ
85
N
PM
MZ
WZ
M
86

Abb.: 87 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration) (24 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Haarfollikel; das Tegeument weist Dornen (D) auf, die auch im Epithel der Kopfdrüsengänge (KD) anzutreffen sind. Neben undifferenzierten Zellen (UZ) sind Wimpernflammenzellen (WF) zu erkennen.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 5700

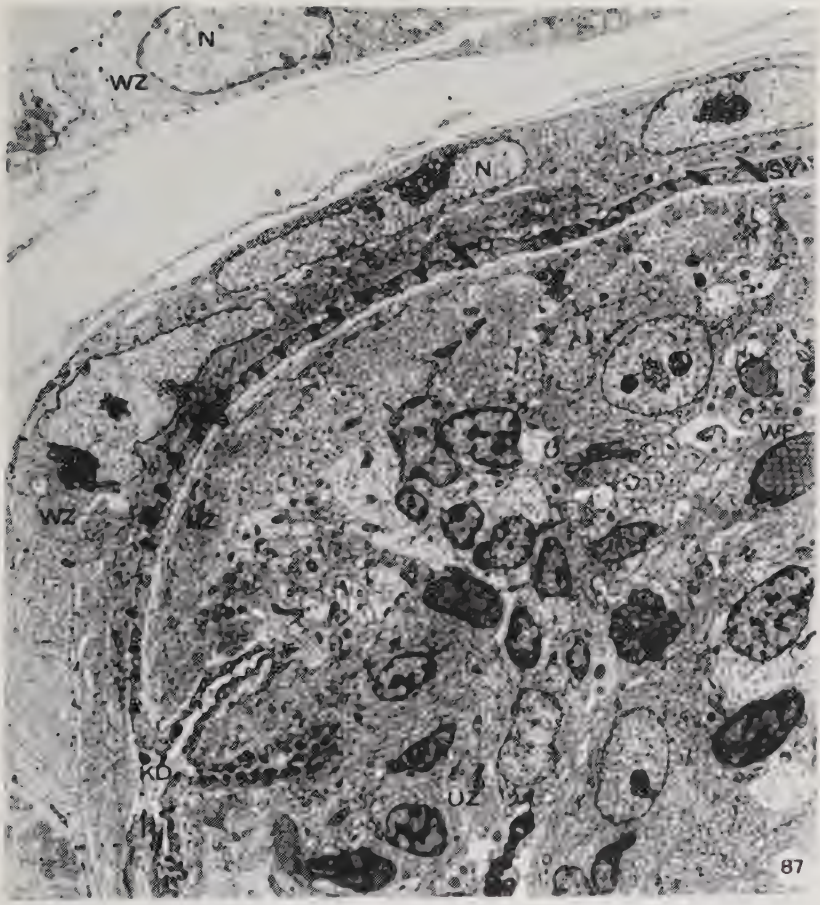

N
WZ
N
SV
WE
WZ
KD
UZ
87

Abb. 88 bis 90 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)

Abb.: 88 (48 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum (S) im Stratum germinativum (SG); das Stratum basale (SB) ist noch nicht überwunden.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 590

Abb.: 89 (48 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Stratum germinativum; im äußeren Syncytium (SY) wird der Dornenverlust deutlich. Die Mitochondrien (MI) der angrenzenden Wirtszellen sind hypertrophiert.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 6200

Abb.: 90 (48 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Haarfollikel; der Verlust der Tegumentdornen ist signifikant.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 5100

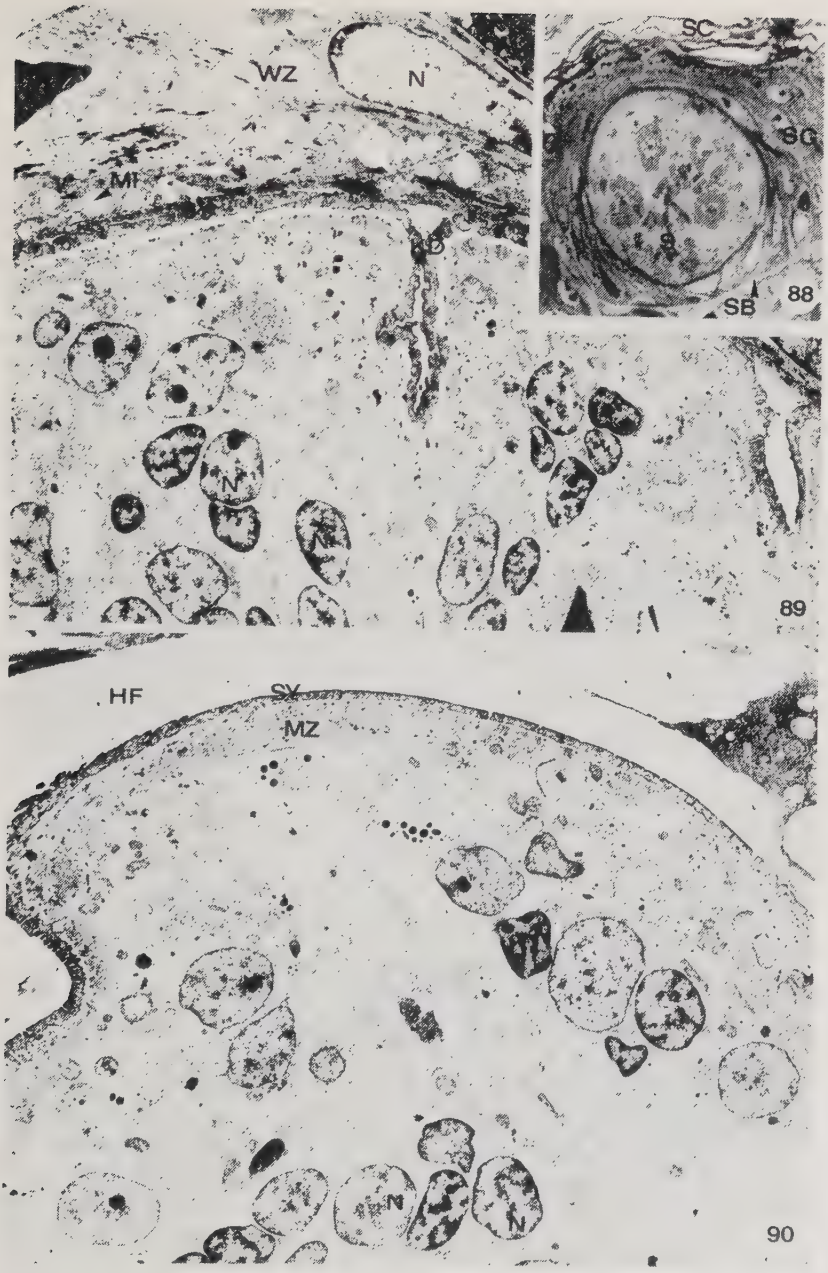

WZ
N
MI
SC
SG
SB
88
N
N
89
HF
SV
MZ
N
N
90

Abb. 91 und 92 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)

Abb.: 91 (72 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum (S) im Stratum papillare (SP).
Lichtmikroskopische Aufnahme x 550

Abb.: 92 (72 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Stratum papillare; Tegumentdornen (D) sind lediglich am Vorderende, im Bereich der Kopfdrüsenöffnung (KD) zu beobachten. Die Kopfdrüse sezerniert zu diesem Zeitpunkt noch Sekrete (KV).
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 22000

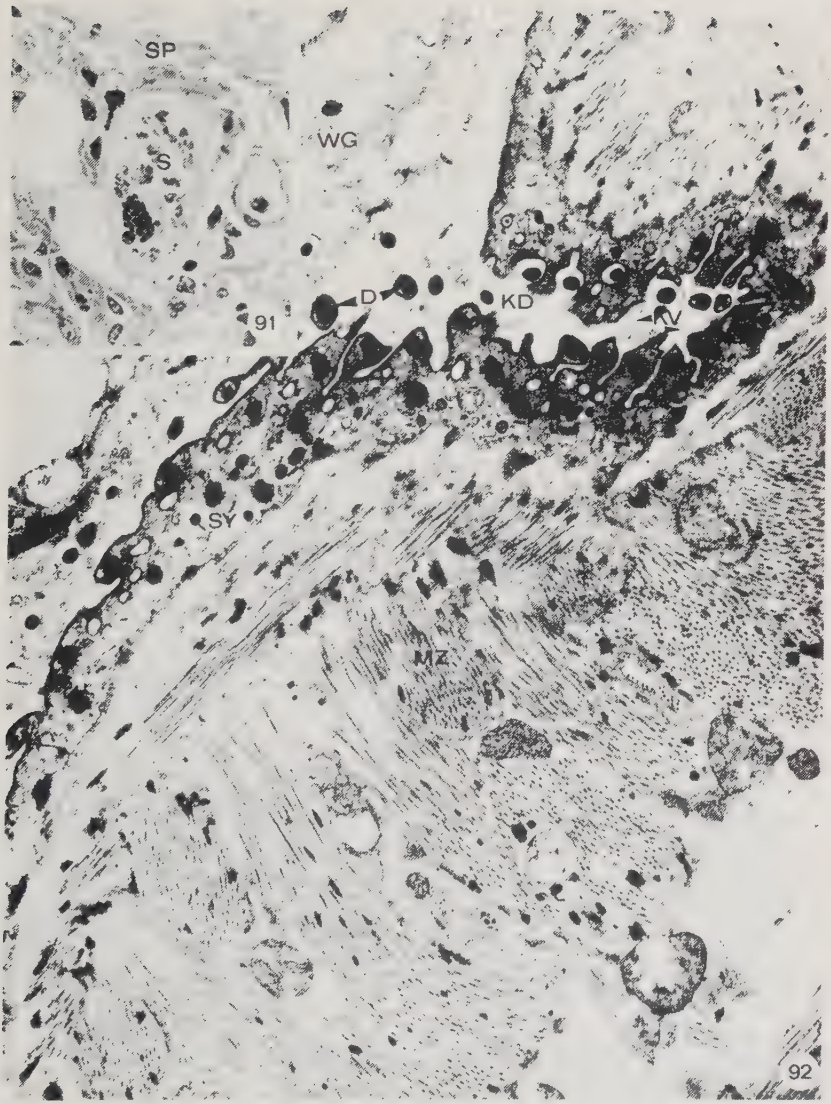

SP
WG
S
D
KD
91
SY
MZ
92

Abb. 93 und 94 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)

Abb.: 93 (96 Stunden p.i.) Zwei Schistosomula (S) im Stratum papillare (SP); der enge Kontakt zum Wirtsgewebe besteht nicht mehr.
Lichtmikroskopische Aufnahme x 500

Abb.: 94 (96 Stunden p.i.) Zwei Schistosomula im Stratum papillare; nur am Vorderende (V), im muskulösen Saugnapfbereich (SA) bleiben Tegumentdornen (D) erhalten. Der Darm (DA) hat ein minimales Lumen und scheint ohne Inhalt zu sein.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 3600

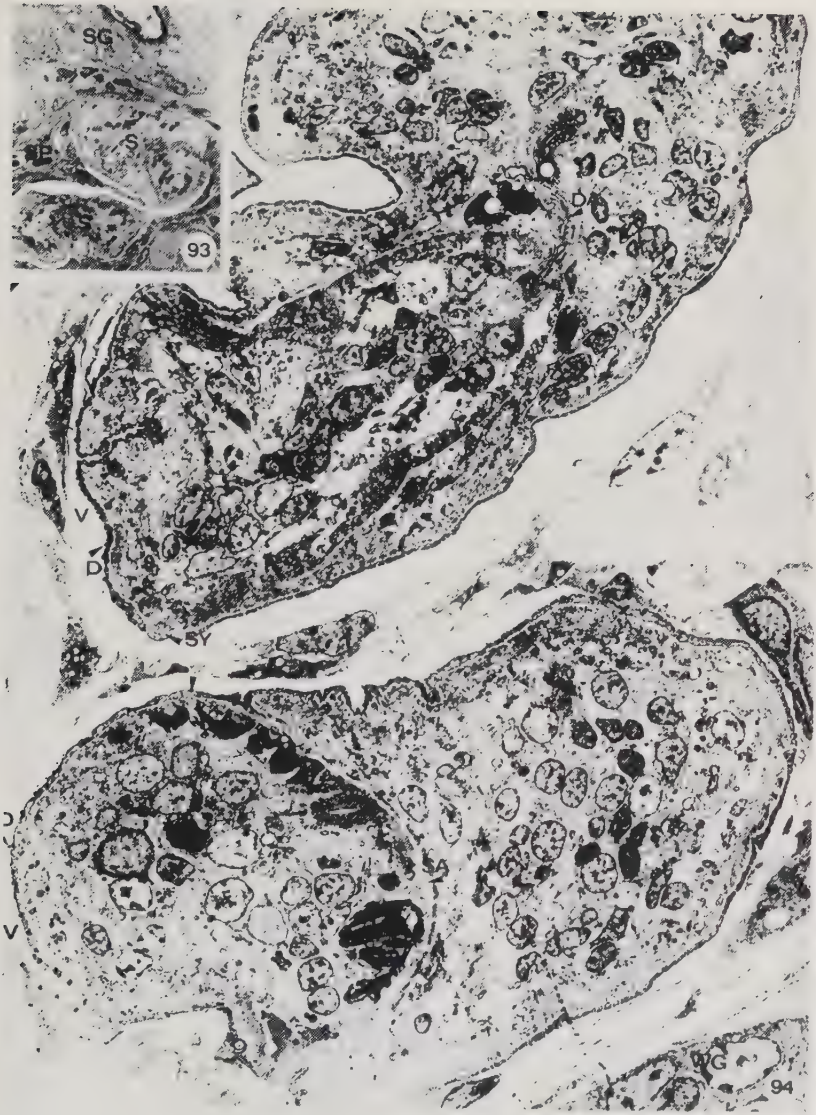

SG
S
93
D
V
D
SY
V
WG
94

Abb.: 95 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration) (96 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum im Stratum papillare; es hat nur losen Kontakt zum Wirtsgewebe und liegt in der Nähe einer Blutkapillare (BK). Elektronenmikroskopische Aufnahme x 4200

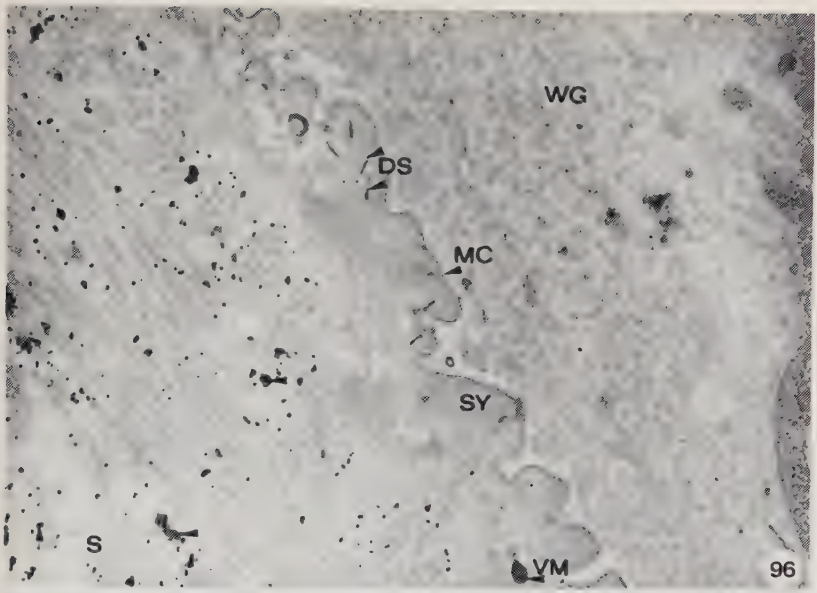
BK
SV
D
WF
N
N

Abb. 96 und 97 Schistosoma mansoni (Cercarienpenetration)

Abb.: 96 (17 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum (S) im Stratum germinativum.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 22000

Abb.: 97 (96 Stunden p.i.) Ein Schistosomulum (S) im Stratum papillare.
Elektronenmikroskopische Aufnahme x 15000

Die Kontrastierung der Schnitte erfolgte nach der Thiery-Methode. Eine positive Reaktion (Silberproteinat-Präzipitat) zeigt die Membranocalyx (MC) sowie die Discs (DS) und die Vesikel mit membranösem Inhalt (VM) im äußeren Syncytium (SY). Positive Reaktionen treten weiterhin in den darunterliegenden Muskel- und Parenchymzellen (Pfeil) auf.


WG
DS
MC
SY
S
VM
96

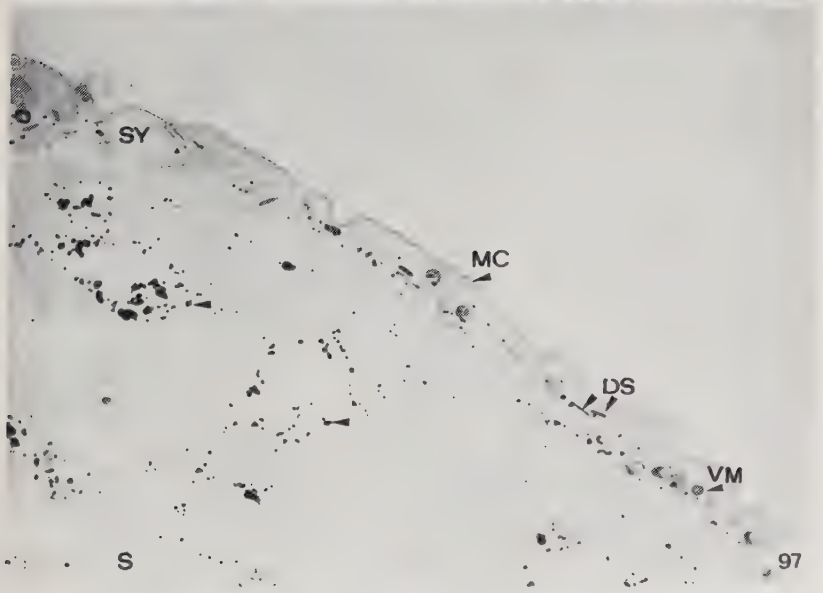

SY
MC
DS
VM
S
97

Abb. 98 a - c Penetrationswege der Schistosomula von Schistosoma mansoni in Mäusehaut

Abb.: 98 a (17 Stunden p.i.) Schistosomulum (A) im Stratum corneum (SC) mit Tegumentdornen (D).

Abb.: 98 b (24 Stunden p.i.) Schistosomulum (B) im Stratum germinativum (SG) mit Tegumentdornen (D). Schistosomulum (B') im Haarfollikel (HF) mit Tegumentdornen (D). Schistosomulum (B'') in Talgdrüse (TG) mit Tegumentdornen (D).

(48 Stunden p.i.) Schistosomulum (C) im Stratum germinativum (SG); der Dornenverlust hat begonnen. Das Stratum basale (SB) ist noch nicht überwunden.

Abb.: 98 c (72 Stunden p.i.) Schistosomulum (D) im Stratum papillare (SP); Dornen sind nur noch am Vorderende erhalten.

(96 Stunden p.i.) Schistosomulum (E) im Stratum papillare (SP) in der Nähe einer Blutkapillare (BK).

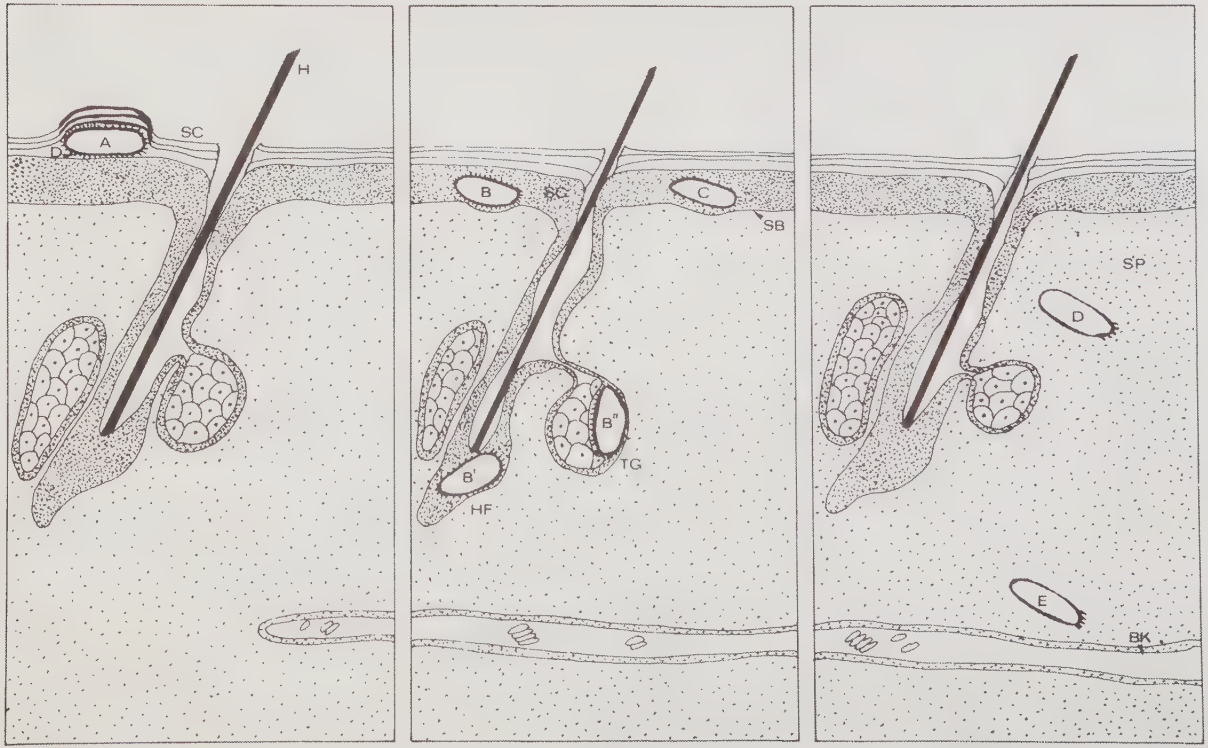


Abb.: 98 a-c

rkmal/Art	S. mansoni		S. japonicum		S. haematobium		S. spec.(Schaf)
	eig.Unters./Lit.Werte		eig.Unters./Lit.Werte		eig.Unters./Lit.Werte		eigene Untersuch.
♂ ♂							
gument	Warzen mit Dornen		ohne Warzen und Dornen		Warzen mit Dornen		Warzen mit Dornen
denzahl	5 (6-8)	5-6 8-9	(5)-7-(8)	7	4-5	4-6	4
rperbreite (mm)	0,3	1,1	0,4	0,8	0,5	0,9	0,65
und-:ØBauchsaugnapf	1:1	1:1	1:1	1:1	1:2	1:2	1:1
uchsaugnapf	gestielt		gestielt	---	gestielt	---	gestielt
♀ ♀							
rperbreite (mm)	0,11	0,16	0,2	0,3	0,12	0,25	0,15
	hinten 2x	----	hinten 2,5x	---	hinten ebenso	---	hinten 3x
reinigung der rmschenkel	vor der Körpermitte		nach der Körpermitte		nach der Körpermitte		nach d.Körpermitt
arform	spiralig	ovoid	ovoid	---	spiralig	---	zylindrisch
rper-:Eibreite	3:1	2-3:1	5:1	4-5:1	3-5:1	3-5:1	4:1
größe: Länge (/um)	80-100	112-162	50-60	70-100	70-100	70-120	100-125
Breite (/um)	20- 40	40- 50	20-50	60- 80	25- 40	30- 40	25- 50

erkmal/Art	S. bovis		S. mattheei		S. spec.(Rind)	S. spec.(Schaf)
	eig.Unters./Lit.werte		eig.Unters./Lit.Werte		eigene Untersuchung.	eigene Untersuchung
♂ ♂						
egument	Warzen ohne Dornen		Warzen ohne Dornen		warzen ohne Dornen	warzen ohne Dornen
odenzahl	(3)-4(6)	(3)-4-(6)	4	4-6	3-5	4
örperbreite (mm)	0,4	0,6-1,3	0,5	0,3	0,6	0,7
Rund-:ØBauchsaugnapf	1:2	1:1u.1:2	1:2	1:2	1:1	1:1
auchsaugnapf	(ungestielt)		ungestielt		ungestielt	gestielt
♀ ♀						
örperbreite (mm)	0,12	0,20	0,15	---	0,15	---
	hinten ebenso	---	hinten ebenso	---	hinten 2x	---
reinigung der rmschenkel	nach der Körpermitte		nach der Körpermitte		nach der Körpermitte	---
arform	spiralig	spir./oval	zylindrisch		spiralig (ovoid)	---
örper-:Eibreite	3:1	2:1	4-5:1	4-5:1	3:1	---
größe: Länge (/um)	100-150	160-180	80-140	90-2o5	120-170	---
Breite (/um)	25- 40	50- 60	20- 30	38- 62	30- 40	---

Abb. 101

Merkmal/Art	S. intercalatum		S. spec.(Rind)	S. spec.(Schaf)
	eig.Unters./Lit.Werte		eigene Untersuchungen	eigene Untersuchungen
♂ ♂ Tegument	Warzen mit Dornen		Warzen mit Dornen	Warzen mit Dornen
Hodenzahl	4-(5)	(2)-4-(7)	(3) 4-5	4
Körperbreite (mm)	0,4	0,4	0,4	0,55
ØMund-:ØBauchsaugnapf	1:2	1:1	1:2	1:1
Bauchsaugnapf	gestielt	gestielt	gestielt	gestielt
♀ ♀ Körperbreite (mm)	0,16 hinten 2,5x	0,22 ----	0,22 hinten 3x	0,15 hinten 3x
Vereinigung der Darmschenkel	nach der Körpermitte		nach der Körpermitte	nach der Körpermitte
Ovarform	spiralig	spiralig	spiralig	spiralig
Körper-:Eibreite	3-4:1	5-7:1	3:1	4:1
Eigröße: Länge (/um) Breite (/um)	90-140 25- 50	130-150 34- 40	120-170 30- 40	150-200 25- 50